ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 78

6

ИЮНЬ



„НАУКА"
С.-ПЕТЕРБУРГ
1993

УДК 591.148.1 : 577.472(26)

П. В. Евстигнеев, Э. П. Битюков, Ю. Б. Околодков

ВИДОВОЙ СОСТАВ И СПЕЦИФИЧНОСТЬ БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ МОРСКИХ ДИНОФИТОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

P. V. EVSTIGNEEV, E. P. BITYUKOV, Yu. B. OKOLODKOV. SPECIES COMPOSITION AND BIOLUMINESCENCE FEATURES OF MARINE DINOFLAGELLATES

На основе многолетних оригинальных, а также литературных данных определен состав светящихся водорослей Мирового океана, составляющих 83 вида (95 названий с учетом внутривидовых таксонов), из которых 31 вид впервые указан в качестве биолюминесцентов. Установлено, что межвидовые различия в светоизлучении проявляются в большей мере в энергетических характеристиках вспышек. Интенсивность светоизлучения клеток водорослей зависит от их размеров.

Поле биолюминесценции морских поверхностных вод преимущественно связано со свечением многочисленных одноклеточных водорослей (Harvey, 1952; Тарасов, 1956). Многолетние исследования до сих пор не привели к полной каталогизации видов, способных излучать свет. Объективные трудности при этом связаны с такими причинами, как существование светящихся и несветящихся разновидностей или рас одного и того же вида (Chang, 1960; Sweeney, Bouch, 1966; Schmidt et al., 1978); влияние экологических условий на экспрессию света отдельными клетками (Nordli, 1957; Eckert, Findlay, 1962; Kelly, Katona, 1966; Тюлькова, Филимонов, 1982); ритмика свечения, обусловленная как экзо-, так и эндогенной мотивацией (Hastings, Sweeney, 1957; Biggley et al., 1969; Christianson, Sweeney, 1972). Есть данные о возможной зависимости люминесценции клеток от сезона их сбора (Kelly, 1968a, b).

В настоящее время можно выделить ряд крупных исследований качественного и количественного состава светящихся одноклеточных водорослей (Kelly, 1968a, b; Esaias, 1973; Tett, Kelly, 1973; Bioluminescence..., 1978).

Тем не менее систематического обзора и сравнительного анализа биолюминесценции водорослей нет.

В настоящей работе систематизированы все накопленные данные по качественному составу и специфике светоизлучения морских планктонных водорослей.

Материал и методика

Исследования выполнены в течение более чем 20-летнего периода в 19 экспедициях в Атлантический, Тихий и Индийский океаны. К работе привлечен обширный литературный материал.

Сбор планктонных проб осуществляли сетью Джеди (газ № 79, размер ячеи 60 мкм) и батометрами разного объема одновременно с батифотометрическими зондированиями поля биолюминесценции. В методах выделения отдельных экземпляров предусматривалось отстаивание пробы в течение 1—2 ч, ее сгущение и последующие отбор и размещение отдельных экземпляров по бюксам с фильтрованной морской водой. Затем клетки помещали в кюветы с фильтрованной водой,

в которых по истечении 60 мин проводили стимуляцию биолюминесценции (Битюков, 1966). В течение указанного времени кюветы с отобранными организмами выдерживали в полной темноте с целью сведения к минимуму эффекта фотоингибирования (Тюлькова, Филимонов, 1982). Учитывая наличие экзо- и эндогенных ритмов интенсивности биолюминесценции (Hastings, Sweeney, 1957), эксперименты проводили в ночные часы в затемненной лаборатории.

Установка для измерения биолюминесценции и форма регистрации информации описаны ранее (Битюков, 1966). Светоизлучение организмов во всех случаях вызывали химическим путем, вводя 2 мл 30%-го этанола в кювету объемом 10 мл.

Общее число использованных в экспериментах клеток водорослей составило около 4000, из которых более 1200 ответили световым сигналом на стимуляцию.

По завершении экспериментов организмы фиксировали и размещали по отдельным ампулам для идентификации в береговых условиях, которую помогали проводить В. И. Шимко и Т. Ф. Нарусевич, за что авторы приносят им искреннюю благодарность. Авторы также признательны им за помощь в проведении экспериментальных работ. Методы обработки сигналов биолюминесценции описаны ранее (Евстигнеев, Битюков, 1988).

Принадлежность того или иного вида к светящимся организмам необходимо оговорить в рамках определенных допущений. Трудности возникали в случае единичных ответов при больших выборках (например, в экспериментах с *Ceratium carriense*) и при малом числе испытаний (*Protoperidinium brevipes, P. leonis, Ceratium bigelowii*). С целью минимизации субъективности суждения о принадлежности вида к светящимся организмам использовали оценку доверительного интервала границ выборочной доли (Лакин, 1973). Выборочная доля определялась по формуле

$$P = \frac{m}{n} \pm t_m,$$

где n и m — абсолютные численности исследованных экземпляров, P — выборочная доля. В соответствии с табличными значениями φ находили верхнюю и нижнюю границы доверительного интервала. В случае, если он перекрывал долю светящихся экземпляров, исследуемый вид относили к вызывающему сомнение.

Результаты и их обсуждение

Видовой состав

В таблице, составленной на основании оригинальных и литературных данных, представлены виды морских динофитовых, способных к биолюминесценции. Названия таксонов приведены в соответствии с новейшими данными по таксономии и систематике этой группы водорослей. *Peridinium breve* оставлен в роде *Peridinium* Ehrenberg, хотя систематика этого вида запутана и, по-видимому, он является синонимом одного из видов рода *Protoperidinium* Bergh. Представлены веские аргументы за то, чтобы род *Protogonyaulax* Taylor, объединивший виды *Gonyaulax* Diesing из так называемой группы «*tamarensis*» или «catenella», рассматривать в качестве синонима рода *Alexandrium* Halim (Balech, 1989; Steidinger, 1990). Однако, ввиду того что соответствующие новые таксономические комбинации не опубликованы или по крайней мере нам не известны, в таблице приведены названия видов *Protogonyaulax.*

Список состоит из 83 видов (95 названий с учетом внутривидовых таксонов) — представителей родов *Protoperidinium* (27 видов), *Ceratium* Schrank (24), *Gonyaulax* (8), *Pyrocystis* Murray et Haeckel (5), *Protogonyaulax* (3), *Gymnodinium* Stein (3), *Ornithocercus* Stein (2), а также *Ceratocorys* Stein, *Dinophysis* Ehrenberg,

Светящиеся динофитовые водоросли Мирового океана и характеристики их светоизлучения

Виды	Источник	n	L, с			A, 10^{-5} мкВт/см^2			H, 10^{-5} мкВт/см^2			E, 10^{-9} Дж		
			x	δ	max	x	δ	max	x	δ	max	x	δ	max
Ceratium bigelowii Kof.	Ориг.	1	0.78			28.8			11.6			4.62		
C. breve (Ostf. et Schmidt) Schröder	Lapota, Losee, 1984; ориг.	4	1.45	1.25	2.88	87.1	52.9	134	20.3	10.7	33.6	10.4	10.4	19.7
C. candelabrum (Ehr.) Stein var. *candelabrum*	Ludwig, 1898; Sweeney, 1963; Tett, 1971; Tett, Kelly, 1973; ориг.	3	1.88	2.11	4.30	3.92	1.50	5.76	1.84	1.00	2.88	0.46	0.23	0.73
C. candelabrum var. *curvatulum* Jörg.	Ориг.													
C. carriense Gour. var. *volans* Jörg.	»													
C. cephalotum (Lemm.) Jörg.	»													
C. contortum (Gour.) Cl. var. *contortum*	»													
C. contortum var. *karstenii* (Pav.) Sournia	»													
C. contortum var. *longinum* (Karst.) Sournia	»													
C. contortum var. *subcontortum* Cl.	»													
C. dens Ostf. et. Smidt	Nordli, 1957; Sweeney, 1963; Tett, 1971; ориг.	1	0.18			12.0			4.8			1.89		
C. extensum Cl.	Ориг.	5	0.72	0.32	1.08	8.16	6.60	19.2	3.36	2.30	7.20	1.61	1.58	4.31
C. furca Ehr. var. *furca*	Ludwig, 1898; Nordli, 1957; Sweeney, 1963; Hardy, Kay, 1964; Tett, 1971	1	0.18			16.8			9.60			3.72		
C. furca var. *berghii* Jörg.	Ориг.	3	0.78	0.38	1.15	12.6	4.70	16.0	6.40	3.70	9.60	2.28	1.44	3.94

Виды	Источник	n	L, с			A, 10^{-5} мкВт/см^2			H, 10^{-5} мкВт/см^2			E, 10^{-9} Дж		
			x	δ	max	x	δ	max	x	δ	max	x	δ	max
C. furca var. *eugrammum* Jörg.	Ludwig, 1898; Sweeney, 1963; Tett, 1971; Tett, Kelly, 1973; ориг.	2	0.36	0.16	0.48	7.20			2.96			3.83		
C. fusus Ehr. var. *fusus*	Lebour, 1925; Nordli, 1957; Гомазков, 1958; Hardy, Kay, 1964; Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968a,b; Битюков, 1971; Tett, 1971; Tett, Kelly, 1973; Swift et al., 1985; Садовская, 1986, ориг.	7	1.04	0.67	2.05	6.24	3.20	12.0	2.40	1.20	4.80	1.17	1.25	3.79
C. fusus var. *seta* Jörg.	Ludwig, 1898; Tett, 1971; Tett, Kelly, 1973; ориг.	19	1.27	0.75	2.83	12.0	11.9	55.2	4.40	3.10	12.0	1.75	1.59	5.80
C. gibberum Gour.	Lapota, Losee, 1984													
C. gravidum Gour.	Ориг.	3	1.29	0.77	2.03	47.2	75.2	134	14.2	20.9	38.4	5.09	8.12	14.4
C. hexacanthum Gour. var. *contortum* Lemn.	»	1	1.40			260			40.0			1.60		
C. horridum (Cl.) Gran var. *horridum*	Ludwig, 1898; Hardy, Kay, 1964; Tett, 1971; ориг.													
C. horridum var. *molle* Kof.	Ориг.													
C. horridum var. *tenue* Ostf. et Schmidt	»	1	4.28			22.8			2.40			0.96		
C. humile Jörg.	»													
C. inflatum Jörg.	»	14	0.56	0.34	1.10	14.6	21.3	78.7	5.52	7.10	28.8	2.70	3.68	12.9
C. longirostrum Gour.	»													
C. lunula (Schimper ex Karst.) Jörg.	»	12	0.82	0.63	2.45	30.8	40.9	102	7.92	11.9	42.0	3.07	3.83	7.62
C. macroceros Ehr.	Hardy, Kay, 1964; ориг.	3	8.75	13.1	23.8	84.8	134	240	6.16	5.40	12.0	4.44	7.48	13.1

Виды	Источник	*n*	*L*, с			*A*, 10^{-5} мкВт/см^2			*H*, 10^{-5} мкВт/см^2			*E*, 10^{-9} Дж		
			x	*δ*	max	*x*	*δ*	max	*x*	*δ*	max	*x*	*δ*	max
C. massiliense (Gour.) Jörg. var. *macroceroides* Jörg.	Ориг.													
C. symmetricum Pav.	»	2	0.89	0.16	1.00	11.5			4.32			1.90		
C. trichoceros Kof.	»	4	0.46	0.23	0.65	8.80	7.30	19.2	4.24	3.80	9.60	1.20	0.65	1.67
C. tripos (Müll.) Nitzsch var. *tripos*	Michaelis, 1830; Reinke, 1898; Zacharias, 1905; Sweeney, 1963; Hardy, Kay, 1964; Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968a, b; ориг.													
C. tripos var. *atlanticum* Ostf.	Ориг.	6	1.90	2.51	6.58	27.2	54.9	139	3.36	1.80	9.60	1.64	2.28	5.81
C. tripos var. *balticum* Schütt	Hardy, Kay, 1964													
C. tripos var. *pulchellum* (Schröder) Lopez	Ориг.													
C. vultur Cl.	»	3	0.61	0.43	1.10	16.2	11.4	28.8	6.96	4.80	12.0	2.66	2.02	4.62
Ceratocyrys horrida Stein	Lapota et al., 1988; ориг.	9	0.76	0.42	1.43	43.5	22.8	70.4	16.6	10.2	32.0	7.63	6.75	18.5
Dinophysis exigua Kof. et Skogsb.	Ориг.	1	0.03			4.8			3.2			1.07		
Dissodinium lunula (Schütt) Klebs in Pascher	Swift, Taylor, 1967; Tett, 1971; Swift et al., 1973; Hickman et al., 1984; ориг.	76	0.89	0.86	5.38	82.3	71.0	336	20.2	17.5	107	6.90	8.56	43.8
Gonyaulax digitale (Pouchet) Kof.	Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968a, b; Tett, 1971	4	0.36	0.15	0.58	3.84	1.10	4.4	1.28	0.40	1.44	0.58	0.07	0.56
G. excavata Balech	Schmidt et al., 1978													
G. hyalina Ostf. et Schmidt	Sweeney, 1963; Tett, 1971													

Продолжение таблицы

Виды	Источник	n	L, с			A, 10^{-5} мкВт/см^2			H, 10^{-5} мкВт/см^2			E, 10^{-9} Дж		
			x	δ	max	x	δ	max	x	δ	max	x	δ	max
G. monilata Howell	Torrey, 1902; Connell, Cross, 1950; Howell, 1953; Sweeney, 1963; Tett, 1971; Esaias, 1973; Swift et al., 1985													
G. polyedra Stein	Kofoid, 1911; Buhigas, 1918; Haxo, Sweeney, 1955; Sweeney, Hastings, 1957; Sweeney, 1963; Tett, 1971; Swift et al., 1985; ориг.													
G. polygramma Stein	Nashikawa, 1901; Taylor, 1962; Sweeney, 1963; Tett, 1971; Садовская, 1986													
G. sphaeroidea Kof.	Sweeney, 1963; Tett, 1971													
G. spinifera (Clap. et Lachm.) Diesing	Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968a, b; Tett, 1971; Садовская, 1986													
Gymnodinium flavum Kof. et Sw.	Kofoid, Swezy, 1921; Tett, 1971													
G. sanguineum Kof.	Hirasaka, 1922; Tett, 1971													
Gymnodinium sp.	Ориг.	3	4.75	2.84	6.63	60.0	51.7	100	4.2	2.56	5.6	2.06	1.66	3.12
Gyrodinium sp.	»	1	0.33			60.0			32.0			12.6		
Noctiluca scintillans (Macartney) Ehr.	Baker, 1753; цит. по: Harvey, 1952; Michaelis, 1830; de Quatrefages, 1850; Nicol, 1958; Sweeney, 1963; ориг.	73	1.68	3.58	30.0	105	107	432	19.9	27.8	213	11.4	34.3	238
Ornithocercus steinii Schütt	Ориг.	2	4.25	2.41	5.96	35.6	41.3	64.8	4.8	1.12	5.6	3.14		
Ornithocercus sp.	»													

Виды	Источник	n	L, с			A, 10^{-5} мкВт/см^2			H, 10^{-5} мкВт/см^2			E, 10^{-9} Дж		
			x	δ	max	x	δ	max	x	δ	max	x	δ	max
Peridiniella catenata (Lev.) Balech	Sweeney, 1963; Tett, 1971													
Peridinium breve Pauls.	Ориг.	4	1.45	1.25	2.88	87.1	52.9	134	20.3	10.7	33.6	10.4	10.4	19.7
Polykrikos schwarzii Butschli	Tett, 1971													
Protogonyaulax acatenella Swift	Esaias, 1973; Swift et al., 1985													
P. catenella (Lebour) F. J. R. Taylor	Esaias, 1973; Swift et al., 1985													
P. tamarensis (Lebour) F. J. R. Taylor	Esaias, 1973; Buskey at al., 1983; Swift et al., 1985													
Protoperidinium brevipes (Pauls.) Balech	Ориг.; Садовская, 1986													
P. brochii (Kof. et Sw.) Balech	Sweeney, 1963; Tett, 1971; ориг.	30	2.18	3.50	13.3	57.2	50.6	250	11.8	21.4	120	2.49	3.10	14.4
P. claudicans (Pauls.) Balech	Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968a, b; Tett, 1971; Садовская, 1986; ориг.	2	0.14	0.02	0.15	11.3	5.70	15.3	5.28	1.50	4.40	1.29	0.43	1.57
P. conicum (Gran) Balech	Sweeney, 1963; Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968a, b; Tett, 1971													
P. crassipes (Kof.) Balech	Ориг.	42	0.94	1.24	7.38	55.6	42.6	146	14.6	18.0	131	6.10	8.52	36.2
P. curtipes (Jörg.) Balech	Kelly, 1968a, b; Tett, 1971													
P. depressum (Bailey) Balech	Hardy, Kay, 1964; Sweeney, 1963; Kelly, 1968a, b; Tett, 1971; Садовская, 1986; Тюлькова, Филимонов, 1981; ориг.	82	1.58	2.89	18.8	73.6	46.3	182	20.2	13.1	48.0	5.52	6.36	45.6
P. diabolus (Cl.) Balech	Ориг.	11	1.12	1.38	4.05	49.4	45.6	125	12.9	9.12	24.0	8.38	11.7	34.7

Продолжение таблицы

Виды	Источник	n	L, с			A, 10^{-5} мкВт/см^2			H, 10^{-5} мкВт/см^2			E, 10^{-9} Дж		
			x	δ	max	x	δ	max	x	δ	max	x	δ	max
P. divergens (Ehr.) Balech	Kelly, 1968a, b; Tett, 1971; ориг.	62	1.79	3.57	25.6	63.8	42.3	226	15.7	13.1	70.0	4.64	6.98	36.6
P. elegans (Cl.) Balech	Ориг.													
P. globulus (Stein) Balech	Kelly, 1968a, b; Садовская, 1968; ориг.	3	2.40	2.93	5.75	63.6	51.4	103	18.4	13.3	28.0	3.04	1.28	4.30
P. grande (Kof.) Balech	Ориг.													
P. granii (Ostf.) Balech	Sweeney, 1963; Ganapati et al., 1959; Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968a, b; Садовская, 1986; ориг.	3	1.65	1.85	12.5	45.1	34.5	73.4	11.4	12.2	24.7	1.76	0.36	2.01
P. heteracanthum (Dang.) Balech	Ориг.	1	1.55			3.2			1.6			0.64		
P. leonis (Pav.) Balech	Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968a, b; Tett, 1971; Садовская, 1986; ориг.	3	0.58	0.08	0.68	42.1	18.6	59.6	6.08	2.30	8.72	2.53	1.34	1.95
P. obtusum (Karst.) Parke et Dodge	Ориг.	1	2.33			38.0			12.0			4.79		
P. oceanicum (Vanh.) Balech	Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968a, b; Tett, 1971; ориг.	5	2.44	1.69	4.68	78.2	30.1	112	16.6	2.40	20.0	6.65	4.57	11.2
P. pallidum (Ostf.) Balech	Kelly, 1968a, b; Tett, 1971; Садовская, 1986; ориг.	3	0.93	0.05	2.03	43.4	31.4	72.7	7.76	5.10	13.1	11.0	35.9	63.4
P. pedunculatum (Schütt) Balech	Ориг.	1	0.13			7.18			3.60			1.42		
P. pellucidum Bergh	Kelly, 1968a, b; Tett, 1971; Tett, Kelly, 1973; Садовская, 1986; ориг.	2	0.11	0.02	0.13	11.7	5.10	15.3	5.84	3.10	8.00	2.45	1.64	3.64
P. pentagonum (Gran) Balech	Sweeney, 1963; Kelly, 1968a, b; Tett, 1971; Esaias, 1973; Swift et al., 1985; ориг.	5	0.37	0.23	0.68	37.4	30.3	84.0	17.5	12.9	38.4	9.35	11.2	28.0

Продолжение таблицы

Виды	Источник	*n*	*L*, с			*A*, 10^{-5} мкВт/см^2			*H*, 10^{-5} мкВт/см^2			*E*, 10^{-9} Дж		
			x	*δ*	max	*x*	*δ*	max	*x*	*δ*	max	*x*	*δ*	max
P. punctulatum (Pauls.) Balech	Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968a, b; Tett, 1971													
P. sinaicum (Matz.) Balech	Ориг.	1	0.08			1.60			0.80			0.30		
P. solidicorne (Mang.) Balech	»	23	0.75	0.51	1.76	36.7	28.7	104	10.0	8.60	26.0	3.97	3.63	10.5
P. spiniferum (Schill.) Balech	»	3	0.44	0.06	0.50	45.4	34.3	75.6	8.24	5.00	10.9	3.27	1.93	4.95
P. steinii (Jörg.) Balech	Tett, 1971; Садовская, 1986; ориг.	37	0.41	0.31	1.80	47.5	50.3	221	15.8	16.6	90.0	8.20	13.8	63.7
P. tenuissimum (Kof.) Balech	Ориг.	3	2.18	2.57	5.10	62.6	59.3	120	11.8	15.0	28.8	3.79	3.22	6.08
Pyrocystis acuta Kof.	Swift et al., 1973													
P. elegans Pav.	Ориг.	1	0.20			7.21			3.12			1.20		
P. fusiformis (Wyville Thomson) Murr.	Swift et al., 1973; Widder et al., 1983; ориг	13	1.67	1.71	7.00	102	90.9	312	19.9	13.4	44.8	11.7	13.8	38.6
P. minima Matz.	Ориг.	1	1.45			64.8			10.3			8.85		
P. noctiluca Murr. ex Haeckel	Murray, 1885; Kofoid, Swezy, 1921; Sweeney, 1963; Беккер и др., 1966; Корт, 1966; Битюков, 1971; Tett, 1971; Tett, Kelly, 1973; Swift et al., 1985; ориг.	13	1.89	1.81	6.25	238	137	187	28.2	26.9	79.4	8.84	8.61	25.4
Pyrodinium bahamense Plate	Plate, 1906; Connell, Cross, 1950; Sweeney, 1963; McMurray, 1971; Soli, 1966; Tett, 1971; Swift et al., 1985													
Scrippsiella trochoidea (Stein) Loebl. III	Sweeney, 1963; Tett, 1971; ориг.													

Продолжение таблицы

Виды	Источник	*n*	*L*, с			*A*, 10^{-5} мкВт/см²			*H*, 10^{-5} мкВт/см²			*E*, 10^{-9} Дж		
			x	*δ*	max	*x*	*δ*	max	*x*	*δ*	max	*x*	*δ*	max
Zygabikodinium lenticulatum (Pauls.) Loebl. Jr. et Loebl. III	Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968a, b; Tett, 1971; Садовская, 1966; орг.													

Примечание. *L* — продолжительность свечения, *A* — амплитуда вспышек, *E* — энергия свечения, *H* — интенсивность светоизлучения, *n* — число изученных экземпляров, *x* — среднее значение, *δ* — стандартное отклонение, max — максимальное значение.

Dissodinium Klebs in Pascher, *Gyrodinium* Kofoid et Swezy, *Noctiluca* Suriray ex Lamarck, *Peridiniella* Kofoid et Michener, *Polykrikos* Butschli, *Pyrodinium* Plate, *Scrippsiella* Balech et Loeblich III, *Zygabikodinium* Loeblich Jr. et Loeblich III (по 1 виду). В таблице помещены 3 таксона, не определенных до вида, из родов *Gymnodinium, Gyrodinium* и *Ornithocercus,* а также *Peridinium breve,* упомянутый ранее. 31 вид динофитовых в качестве биолюминесцентов приводится впервые, из них 2 вида — из родов *Dinophysis* и *Gyrodinium,* для которых способные к биолюминесценции представители не были известны.

Следуя классификации динофитовых F. Taylor (1987), можно заметить, что виды, способные излучать свет, являются представителями порядков, расположенных в середине системы динофитовых: *Dinophysiales, Gonyaulacales, Peridiniales, Gymnodiniales* и *Noctilucales.* Биолюминесценты не отмечены в наиболее примитивных порядках *Desmomonadales, Desmocapsales* и *Prorocentrales,* а также в порядках, включающих в себя подавляющее большинство паразитических и симбиотические виды. Другими словами, в целом биолюминесценция свойственна морским планктонным формам с монадной структурой, преобладающей на протяжении большей части жизненного цикла.

При исследовании биолюминесценции у 173 видов и внутривидовых таксонов процент клеток, ответивших вспышкой на внешний стимул, колебался в широких пределах. Отсутствие вспышки можно объяснить рядом факторов, в том числе наследственно обусловленными. Так, существование темновых рас наряду со светящимися отмечено у *Gonyaulax excavata* (Schmidt et al., 1978), *Noctiluca scintillans* (Eckert, Findlay, 1962), *Dissodinium lunula* (Swift et al., 1973) и других видов (Nordli, 1957; Chang, 1960; Sweeney, 1963; Sweeney, Bouch, 1966; Kelly, 1968a, b; Tett, 1971). Для некоторых видов динофитовых известны циркануальные ритмы биолюминесценции. Например, *Protoperidinium claudicans* светится лишь в определенные сезоны года (Kelly, 1968a, b).

У видов рода *Ceratium* наблюдается достаточно противоречивая картина: один вид может быть представлен как светящимися, так и несветящимися формами. Например, у *C. vultur* и *C. macroceros* по 1 светящейся и 1 несветящейся форме, у *C. trichoceros, C. hexacanthum* и *C. massiliense* по 1 светящейся и 2 несветящимся формам, у *C. horridum* 3 светящиеся и 3 несветящиеся формы из числа исследованных.

Число светящихся видов по отношению к общему количеству изученных видов в пределах рода для разных родов было различным и составляло для родов: *Ceratium* — 55.4%, *Gonyaulax* — 61.5, *Pyrocystis* — 83.3, *Protoperidinium* — 84.4%.

Энергетические характеристики

Диапазон энергетических характеристик светоизлучения динофитовых имеет 3 порядка величин. Так, амплитуда вспышек *Noctiluca scintillans* в 17 раз превышает ее средние значения у *Ceratium fusus* и в 100 раз — у *Protoperidinium sinaicum*. Энергия светоизлучения у этих же пар видов различается соответственно в 38 и 16 раз, а интенсивность — в 25 и 8 раз. В целом биолюминесценция *Noctiluca scintillans,* а также видов рода *Pyrocystis* приближается по своим параметрам к биолюминесценции представителей зоопланктона. Для ряда видов водорослей энергетические характеристики светоизлучения можно представить как функцию веса и размера клеток. Коэффициенты корреляции имеют максимальные значения для энергии свечения клеток ($R_{вес.} = 0.74$; $R_{диам.} = 0.97$) и несколько ниже для средней интенсивности светоизлучения ($R_{вес.} = 0.61$; $R_{диам.} = 0.81$). Вид зависимости интегральной энергии вспышек от диаметра клеток водорослей представлен на рис. 1.

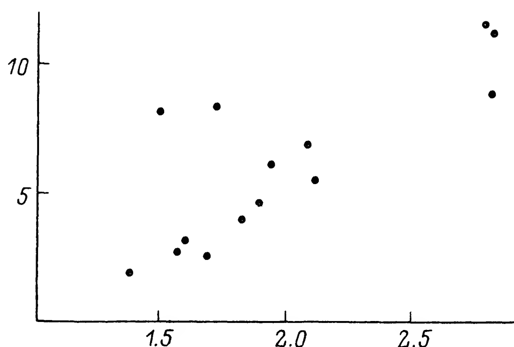


Рис. 1. Зависимость интегральной энергии биолюминесцентных вспышек динофитовых водорослей от диаметра их клеток.

По оси абсцисс — диаметр lg *D*, мкм; по оси ординат — энергия вспышек *E*, 10^{-9} Дж.

Попытки связать энергетические параметры биолюминесценции динофитовых с весом отдельных клеток показали более низкую корреляцию этих величин. По-видимому, это связано с большей вариабельностью веса по сравнению со средним диаметром.

Коэффициенты вариации энергетических параметров светоизлучения велики, что может быть обусловлено различным физиологическим состоянием исследованных экземпляров; наименее вырьирующей характеристикой оказалась средняя интенсивность вспышек (рис. 2).

Специфика сигналов разных видов динофитовых водорослей проявлялась в большей мере при сравнительном анализе всего сигнала, а не отдельных участков.

На рис. 2 изображены гистограммы основных параметров вспышек для 14 видов водорослей, у которых число полученных осциллографических записей превышало 10. Достоверные ($\alpha = 0.05$) различия в энергетике вспышек существуют между видами *Pyrocystis noctiluca* и *Ceratium fusus, Noctiluca scintillans* и *Ceratium fusus, C. inflatum* и некоторыми другими. В целом можно утверждать о менее интенсивных световых сигналах у видов рода *Ceratium* и более ярких вспышках у беспанцирных динофитовых. Различия обусловлены, как показано выше, преимущественно размерами клеток, а именно площадью приповерхностного слоя цитоплазмы, несущего сцинциллоны — микроисточники светоизлучения у этой группы организмов (Eckert, Reynolds, 1967).

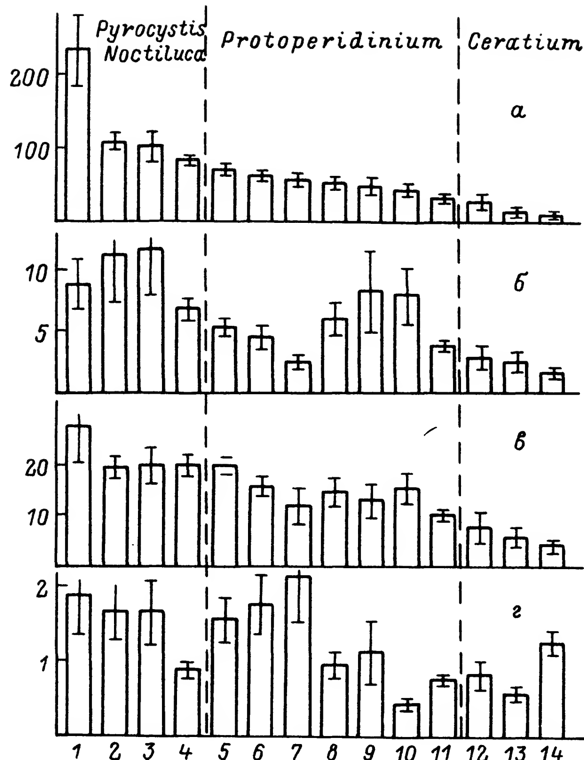


Рис. 2. Гистограммы величин амплитуды (*A*), энергии (*E*), средней интенсивности (*H*) и продолжительности свечения (*L*) для некоторых видов динофитовых водорослей.

По осям абсцисс: *1* — *Pyrocystis noctiluca*, *2* — *Noctiluca scintillans*, *3* — *Pyrocystis fusiformis*, *4* — *Dissodinium lunula*, *5* — *Protoperidinium depressum*, *6* — *P. divergens*, *7* — *P. brochii*, *8* — *P. crassipes*, *9* — *P. diabolus*, *10* — *P. steinii*, *11* — *P. solidicorne*, *12* — *Ceratium lunula*, *13* — *C. inflatum*, *14* — *C. fusus* var. *seta*; По осям ординат: *а* — *A*, 10^{-5} мкВт/см^2; *б* — *E*, 10^{-9} Дж; *в* — *H*, 10^{-5} мкВт/см^2; *г* — *L*, с.

Длительность вспышек

Общая продолжительность вспышек в ответ на химическую стимуляцию варьировала от 0.03 (*Dinophysis*) до 5 с (*Gymnodinium*). У отдельных экземпляров максимальная длительность свечения достигала 23 (*Ceratium macroceros*) и даже 30 с (*Noctiluca scintillans*) (см. таблицу). На уровне 0.1 амплитуды вспышек время сигнала составляло 80—98% от его длительности на базовой линии, на уровне 0.5 амплитуды — до 30%, на уровне 0.9 амплитуды у большинства видов свечение длилось десятки миллисекунд (от 10 до 80), т. е. 1—10%. Межвидовые различия в длительности светоизлучения при указанном способе стимуляции были выражены слабее.

Выводы

1. На основании оригинальных и литературных данных выявлено 83 вида светящихся динофитовых водорослей, из которых 31 вид указан впервые.

2. Энергетические параметры светоизлучения динофитовых являются функцией среднего диаметра их клеток.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беккер В., Гительзон И. И., Лубны-Герцик Е. А., Чумакова Р. Н. Биологические исследования в 38-м рейсе экспедиционного судна «Витязь» в западной части Тихого океана // Зоол. журн. 1966. Т. 45. № 12. С. 1898—1901. — *Битюков Э. П.* Люминесценция *Noctiluca miliaris* и характеристики ее раздражимости // Журн. эволюц. биохим. и физиол. 1966. Т. 2. № 5. С. 452—456. — *Битюков Э. П.* Биолюминесценция *Noctiluca miliaris* в разных температурных условиях // Биология моря. Киев: Наукова думка, 1971. Вып. 24. С. 70—77. — *Гомазков О. А.* Еще раз о свечении морских одноклеточных организмов // Природа. 1958. № 6. С. 127. — *Евстигнеев П. В., Битюков Э. П.* Морские светящиеся веслоногие раки (Институт биологии южных морей АН УССР). Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1988. № 2397-В88. — *Корт В. Г.* 8-й рейс п/с «Витязь» // Океанология. 1966. Т. 6. Вып. 6. С. 1099—1107. — *Лакин Г. Ф.* Биометрия. М.: Высшая школа, 1973. 344 с. — *Садовская Г. М.* Биолюминесцентный мониторинг динамики численности планктона в прибрежных водах залива Петра Великого, Японское море // Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Л.: Наука, 1986. Вып. 9. С. 123—136. — *Тарасов Н. И.* Свечение моря. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 204 с. — *Тюлькова Н. А., Филимонов В. С.* Фоторегуляция биолюминесценции у гетеротрофных организмов *Peridinium depressum* (*Dinophyta*) // Биофизика. 1981. Т. 26. С. 657—658. — *Тюлькова Н. А., Филимонов В. С.* Биолюминесценция динофлагеллят при изменении эколого-физиологических факторов среды. Красноярск, 1982. № ИФСО-21Б. 28 с. — *Balech E.* Redescription of *Alexandrium minutum* Halim (*Dinophyceae*) type species of genus *Alexandrium* // Phycologia. 1989. Vol. 28. N 2. P. 206—211. — *Biggley W. F., Swift E., Buchman P. J., Seliger H. H.* Stimulable and spontaneous luminescence in the marine dinoflagellates *Pyrodinium bahamense, Gonyaulax polyedra* and *Pyrocystis lunula* // J. Gen. Physiol. 1969. Vol. 54. N 1. P. 96—122. — *Bioluminescence* in action/Ed. by P. J. Herring. N. Y.: Academ. Press, 1978. 256 p. — *Buhigas R. S. Haemutotalasia* // Mem. Soc. Exp. Hist. Nat. 1918. Vol. 10. P. 407—458. — *Buskey E., Mills L., Swift E.* The effects of dinoflagellate bioluminescence on the swimming behaviour of a marine copepod // Limnol. Oceanogr. 1983. Vol. 28. N 3. P. 575—579. — *Chang J. J.* Effect of physiological studies of a non-luminescent form of the dinoflagellate *Noctiluca miliaris* // Cell. Comp. Physiol. 1960. Vol. 56. N 1. P. 33—42. — *Christianson R., Sweeney B. N.* Sensitivity to stimulation a component of the circadian rhythm in luminescence in *Gonyaulax* // Plant. Physiol. 1972. Vol. 49. N 6. P. 994—997. — *Connell C. H., Cross J. B.* Mass mortality of fish associated with the protozoan *Gonyaulax* in the Gulf of Mexico // Science. 1950. N 112. P. 359—363. — *Eckert R., Findlay M.* Two physiological varieties of *Noctiluca miliaris* // Biol. Bull. 1962. Vol. 123. N 3. P. 494—495. — *Eckert R., Reynolds G. T.* The subcellular origin of bioluminescence in *Noctiluca miliaris* // J. Gen. Physiol. 1967. Vol. 50. N 5. P. 1429—1458. — *Esaias W. E.* Studies in the occurrence, physiology and ecology of bioluminescence in dinoflagellates: Ph. D. Thesis. Oregon St. Univ., 1973. 76 p. — *Ganapati R. N., Prasada Rao, Lakshana M. N.* Bioluminescence in Visakhapatuam Harbour // Curr. Sci. India. 1959. N 28. P. 246—247. — *Hardy F. R. S., Kay R. H.* Experimental studies of plankton luminescence // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1964. Vol. 44. N 2. P. 435—484. — *Harvey E. N.* Bioluminescence. N. Y.: Academ. Press, 1952. 642 p. — *Hastings J. W., Sweeney B. M.* On the mechanism of temperature independence in a biological clock // Proc. Natl. Academ. Sci. U. S. A. 1957. Vol. 43. P. 804—811. — *Haxo F. T., Sweeney B. M.* Bioluminescence in *Gonyaulax polyedra* // The luminescence in biological systems, A. A. A. C. Washington, 1955. P. 415—420. — *Hickman D. G., Edmonds J. A., Lynch R. V.* Laser-induced marine bioluminescence measurements and the potential for airborn remote sensing // Remote Sens. Envir. 1984. Vol. 15. N 1. P. 77—89. — *Hirasaka K.* On a case of a discolored sea water // Ann. Zool. Japan. 1922. Vol. 10. P. 161—164. — *Howell J. F. Gonyaulax monilata* sp. nov., the causative dinoflagellate of red tide on the east of Florida in Aug.—Sept., 1951 // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1953. N 782. P. 153—156. — *Kelly M. G.* The occurrence of dinoflagellate luminescence at Woods Hole // Biol. Bull. 1968a. Vol. 135. N 2. P. 279—295. — *Kelly M. G.* Oceanic bioluminescence and ecology of dinoflagellates: Ph. D. Thesis. Harward Univ., 1968b. 186 p. — *Kelly M. G., Katona S.* On endogenous diurnal rhythm of bioluminescence in a natural population of a dinoflagellates // Biol. Bull. 1966. Vol. 131. N 1. P. 115—126. — *Kofoid C. A. Dinoflagellata* on the San Diego region. V. On *Spiraulax,* a new genus of the *Peridiniaceae* // Univ. Calif. Publ. Zool. 1911. N 8. P. 295—300. — *Kofoid C. A., Swezy O.* The free-living unarmored *Dinoflagellata.* Berkeley: Univ. Calif. Press, 1921. 562 p. (Mem. Univ. Calif. Vol. 5). — *Lapota D., Losee J. R.* Observations of bioluminescence in marine plankton from Sea of Cortez // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1984. Vol. 77. N 3. P. 209—240. — *Lapota D., Galt C., Losee J. R., Huddell H. D., Drech J. K.,*

Nealson K. H. Observations and measurements of planktonic bioluminescence in the around a milky sea // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1988. Vol. 119. N 1. P. 55—82. — *Lebour M. V.* The dinoflagellates of northern seas. Plymouth: Mar. Biol. Ass. of U. K., 1925. 250 p. — *Ludwig F.* Leuchten unsere Süsswasserperideneen // Bot. Zbl. 1898. Bd 76. S. 295—300. — *McMurrey L. H.* Studies on properties and biochemistry of circadian rhythms in the bioluminescent dinoflagellate, *Gonyaulax polyedra*: Ph. D. Thesis. Harvard Univ., 1971. 24 p. — *Michaelis G. A.* Über das Leuchten der Ostsee nach eigener Beobachtungen. Hamburg: Perthes und Besser, 1830. 52 S. — *Murray J. Pyrocystis noctiluca* // Rep. Sci. Results «Challenger» Exped. Narrative, 1885. Vol. 1. P. 935—938. — *Nashikawa T. Gonyaulax* and the discolored water in the Bay of Agu // Ann. Zool. Japan. 1901. Vol. 4. P. 31—34. — *Nicol J. A. C.* Observations on bioluminescence in *Noctiluca* // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1958. Vol. 37. N 3. P. 705—752. — *Nordli E.* Experimental studies on the ecology of *Ceratia* // Oikos. 1957. Vol. 8. P. 200—265. — *Plate L. Pyrodinium bahamense,* n. g. n. sp. die Leucht peridinee des «Fenersees» von Nassau, Bahamas // Arch. Protistenk. 1906. Vol. 7. P. 411—429. — *De Quatrefages A.* Observations sur les noctiluques // Ann. Sci. Nat. Zool. 1850. Vol. 3. N 14. P. 256—281. — *Reinke J.* Über das Leuchten von *Ceratium tripos* // Wiss. Meeresunters. Kiel: N. F., 1898. P. 37—41. — *Schmidt R. J., van D. Gooch, Loeblich A. R., Hastings J. W.* Comparative study of luminescent and nonluminescent strains of *G. excavata* // J. Phycol. 1978. Vol. 14. N 1. P. 5—9. — *Soli G.* Bioluminescence cycle of photosynthetic dinoflagellates // Limnol. Oceanogr. 1966. N 3. P. 355—363. — *Steidinger K. A.* Species of the *tamarensis/catenella* group of *Gonyaulax* and the fucoxanthin derivative-containing gymnodinioids // Toxic marine phytoplankton. Proc. Fourth Int. conf. on Toxic Marine Phytoplankton. N. Y.; Amsterdam; London: Elsevier, 1990. P. 11—16. — *Sweeney B. M.* Bioluminescence dinoflagellates // Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole. 1963. Vol. 125. N 1. P. 177—182. — *Sweeney B. M., Bouch G. B.* Crystal-like particles in luminous and non-luminous dinoflagellates // Bioluminescence in progress. Princeton: Univ. Press, 1966. P. 331—348. — *Sweeney B. M., Hastings J. W.* Characteristics of the diurnal rhythm of luminescence in *Gonyaulax polyedra* // J. Cell. Comp. Physiol. 1957. Vol. 49. N 1. P. 115—128. — *Swift E., Taylor W. R.* Bioluminescence and chloroplast movement in the dinoflagellate *Pyrocystis lunula* // J. Phycol. 1967. Vol. 3. P. 77—81. — *Swift E., Biggley V. H., Seliger H. V.* Species of oceanic dinoflagellates in the genera *Diissodinium* and *Pyrocystis*: interclonal and interspecific comparisons of the color and photon yield of bioluminescence // J. Phycol. 1973. Vol. 9. P. 420—426. — *Swift E., Biggley V. H., Lessard E.* Distribution of epipelagic bioluminescence in the Sargasso and Caribbean seas // Mapping Strategies in Chemical Oceanography, Advances in Chemistry. Washington: Amer. Chem. Soc., 1985. Ser. 209. P. 211—234. — *Taylor F. J. R. Gonyaulax polygramma* Stein in Cape Waters: a taxonomic problem related to development morphology // El. S. Afr. Bot. 1962. Vol. 28. P. 237—242. — *Taylor F. J. R.* Taxonomy and classification // The biology of dinoflagellates/Ed. by F. J. R. Taylor. (Bot. Monogr. 21). Oxford etc.: Blackwell Sci. Publ., 1987. P. 723—731. — *Tett P. B.* The relation between dinoflagellates and the bioluminescence of the water // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1971. Vol. 5. N 1. P. 183—206. — *Tett P. B., Kelly M. G.* Marine bioluminescence // Oceanogr. and Mar. biol. Ann. Rev. 1973. Vol. 11. P. 89—173. — *Torrey H. B.* An unusual occurrence of dinoflagellates on the California coast // Am. Nat. 1902. Vol. 36. P. 187—192. — *Widder E. A., Latz M. I., Case J. F.* Marine bioluminescence spectra measured with an optical multichannel detection system // Biol. Bull. 1983. Vol. 165. N 3. P. 791—810. — *Zacharias O.* Beobachtungen über das Leuchtvarmogen von *Ceratium tripos* (Müll.) // Biol. Zentralbl. 1905. Vol. 25. P. 20—30.

Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН Украины
Севастополь
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 24 II 1992

SUMMARY

A list comprising 83 luminous dinoflagellate species and 12 intraspecific taxa from the Atlantic, Pacific and Indian oceans, based on the original data of 19 expeditions and accessible literature, is given. Most of these taxa belong to the genera *Protoperidinium* (27 species), *Ceratium* (24), *Gonyaulax* (8) and *Pyrocystis* (5). The genera *Protogonyaulax*, *Gymnodinium* and *Ornithocercus* are represented by two or three species, *Ceratocorys, Dinophysis, Dissodinium, Gyrodinium, Noctiluca, Peridiniella, Peridinium, Polykrikos, Pyrodinium, Scrippsiella* and *Zygabikodinium* only by one. Thirty one species are presented for the first time as capable of bioluminescence, including the *Dinophysis* and *Gyrodinium* species which have not been mentioned hitherto. It has been established that differencies between species in light emission are mainly in the power characteristics of flashes. The intensivity of flashes was found to be a function of cell size.

УДК 581.3

Э. С. Терехин, Т. Б. Батыгина, И. И. Шамров

КЛАССИФИКАЦИЯ ТИПОВ СТЕНКИ МИКРОСПОРАНГИЯ У ПОКРЫТОСЕМЯННЫХ. ТЕРМИНОЛОГИЯ И КОНЦЕПЦИИ

E. S. TERYOKHIN, T. B. BATYGINA, I. I. SHAMROV. THE CLASSIFICATION OF MICROSPORANGIUM WALL TYPES IN ANGIOSPERMS. TERMINOLOGY AND CONCEPTIONS

Предложена иерархическая классификация типов и вариаций формирования стенки микроспорангия покрытосемянных из первичного париетального слоя. Подтверждены 2 типа ее развития, различающихся по направленности морфогенетических процессов (последовательности периклинальных дифференцирующих делений), — «центробежный» и «центростремительный». В центробежном типе выделяются следующие вариации: типовая, компликатная и редуцированная; в центростремительном — типовая, компликатная и пролонгированная. Обсуждена терминология, применяемая в описаниях процесса формирования стенки микроспорангия у покрытосемянных. Рассмотрены вопросы распространения типов развития стенки микроспорангия в таксонах покрытосемянных растений и возможное значение классификации для разработки проблем филогении.

Общая классификация способов (типов) формирования стенки микроспорангия покрытосемянных была впервые предложена 30 лет назад (Батыгина и др., 1963). Она была основана на оригинальных данных, полученных при исследовании развития стенки микроспорангия в семействах *Poaceae* и *Ericaceae*, а также на выявленной E. Warming (1873) центробежной последовательности и описанной K. Carniel (1961) центростремительной последовательности в развитии стенки микроспорангия.

Описания центростремительной последовательности образования клеточных слоев стенки микроспорангия были известны из литературы и раньше, но только Carniel интерпретировал это развитие у *Zea mays* L. как центростремительный морфогенетический процесс.[1]

В предложенную Т. Б. Батыгиной с соавт. (1963) классификацию были включены данные как о формировании стенки микроспорангия из париетального слоя, так и об образовании тапетума из краевых клеток вторичного археспория.

G. Davis (1966), предложив свой вариант классификации, основанный на поведении вторичных париетальных слоев, выделила 4 типа развития стенки микроспорангия. К известным уже 2 типам — «центробежному» («двудольному»; по: Davis, 1966; «Solanaceae»; по Батыгина и др., 1963) и «центростремительному» («однодольному»; по: Davis, 1966; «Umbelliferae»; по: Батыгина и др., 1963) — она добавила 2 новых типа — «основной» и «редуцированный».

В связи с тем что у большинства изученных таксонов цветковых растений стенка микроспорангия образуется из первичного париетального слоя, а вопрос о возможности формирования тапетума из клеток вторичного археспория остается дискуссионным, мы в настоящей работе рассматриваем только способы формирования стенки микроспорангия из первичного париетального слоя.

---

[1] Термин «стенка микроспорангия» мы употребляем для описания дистальной (противоположной связнику) части покрова микроспорангия, где и проявляются в полной мере описываемые закономерности.

Согласно данным «Сравнительной эмбриологии цветковых растений» (1981, 1983, 1985, 1987, 1990), примерно из 400 семейств, описанных в системе А. Л. Тахтаджяна (1980), развитие стенки микроспорангия изучено в 150 семействах. Центробежный (двудольный) тип развития описан в 67 семействах двудольных растений и в 2 семействах однодольных, центростремительный (однодольный) тип — в 23 семействах двудольных и 26 семействах однодольных растений. Основной тип описан в 27 семействах двудольных растений и редуцированный тип — в 2 семействах однодольных растений.

Фактический материал, обобщенный в «Сравнительной эмбриологии цветковых растений», позволил провести новый, более полный анализ способов развития стенки микроспорангия у покрытосемянных с целью уточнения критериев классификации этого процесса.

Следует отметить, что попытки корректировки данных о развитии стенки микроспорангия уже предпринимались в литературе главным образом с целью уточнения терминологии (Батыгина, Шамров, 1981б; Гревцова, Сладков, 1983; Сладков, Гревцова, 1988). Не имея возможности в настоящей статье вести полемику по всей обсуждаемой теме, мы рассмотрим лишь главные вопросы, имеющие, с нашей точки зрения, принципиальный характер.

В процессе развития в стенке микроспорангия образуются (не считая эпидермы, общей для пыльника в целом) 3 типа тканей.

Эндотеций — механическая, 1-слойная или многослойная ткань, присутствующая в пыльниках не у всех таксонов (т. е. ткань факультативная) и способствующая вскрыванию тек пыльника. Обычно целлюлозные пояски утолщений клеточных оболочек (фиброзные утолщения), характеризующие в большинстве случаев этот тип ткани, формируются в клетках субэпидермального слоя стенки микроспорангия. В связи с этим субэпидермальный слой исследователи, как правило, называют эндотецием уже во время его образования, что не всегда соответствует дальнейшей судьбе этого слоя. Следует отметить, что образование утолщений оболочек в клетках субэпидермального слоя происходит значительно позже его дифференциации (обычно во время образования микроспор).

У значительного числа видов фиброзные утолщения в клетках стенки микроспорангия вообще не образуются. Они не образуются в пыльниках, теки которых вскрываются порами, как, например, у представителей семейств *Melastomataceae, Ericaceae, Alangiaceae, Asclepiadaceae, Solanaceae, Scrophulariaceae* (Якобсон, Терехин, 1983; Солнцева, 1985; Алимова, 1987; Наумова, 1987б; Жукова, Поддубная-Арнольди, 1987; Никитичева, 1987).[2] Они не образуются и у ряда таксонов водных растений (Батыгина, Шамров, 1981а,), именно у тех, для которых характерно подводное опыление (гипогидрофилия). Это представители семейств *Ceratophyllaceae, Elatinaceae, Cymodoceaceae, Najadaceae* и др. (Батыгина, Шамров, 1981а; Соколовская, 1983; Камелина, 1990; Терехин, 1990). Отсюда следует, что ткань эндотеция имеет адаптивное значение, обусловленное различиями в способах опыления.

Фиброзные утолщения в оболочках клеток субэпидермального слоя отсутствуют и тогда, когда функцию вскрывания тек принимает на себя эпидермис (экзотеций). Подобные примеры описаны в семействах *Ranunculaceae* (*Anemone, Aquilegia*), *Polygonaceae* (*Oxyris*) и др. (Соколовская, 1981; Солнцева, 1983).

В случаях, когда фиброзные утолщения образуются не только в клетках субэпидермального слоя, но и в клетках глубже лежащих слоев, логичнее говорить о многослойной ткани эндотеция, а не о фиброзных утолщениях в клетках средних слоев. Многослойный эндотеций описан у представителей семейств

---

[2] Сведения, касающиеся характеристики стенки микроспорангия у таксонов, включенных в издание «Сравнительная эмбриология цветковых растений», здесь и далее приводятся по этому изданию. Сведения об авторах оригинальных исследований можно найти в литературных источниках, приведенных в вышеназванном издании.

Cannaceae, Celastraceae, Rosaceae (Мандрик, Петрус, 1985; Наумова, 1987а; Шевченко, 1990) и др.

Иногда однородные (фиброзные или иные по форме) утолщения образуются как в клетках субэпидермального слоя, так и в эпидерме (*Arceuthobium* из сем. *Viscaceae*) или в клетках эпидермы, субэпидермального слоя и глубже лежащих слоев, что описано, например, у *Aeginetia* из сем. *Orobanchaceae,* в семействах *Rafflesiaceae, Roridulaceae, Saxifragaceae* (Терехин, Анисимова, 1981; Коробова, 1985; Камелина, 1985а; Терехин, 1987а, б).

Из приведенных примеров видно, что ткань эндотеция может иметь различное происхождение и ее образование непосредственно не связано с дифференциацией того или иного слоя в стенке микроспорангия. В связи с этим мы предлагаем называть все слои клеток, находящихся между эпидермой и тапетумом сформированной стенки микроспорангия, средними, которые образуют ткань средних слоев. В дальнейшем наружный слой (или слои) специализируется в эндотеций, а внутренний (или внутренние) — в трофическую ткань.

Трофическая ткань — 1-слойная или многослойная, провизорная,[3] факультативная ткань, служащая источником питательных веществ для спорогенной ткани. Об ее факультативности свидетельствуют примеры отсутствия трофической ткани в стенке микроспорангия у некоторых представителей семейств *Lemnaceae, Najadaceae, Zannicheliaceae* (Ильина, 1990; Камелина, Терехин, 1990; Терехин, 1990). В случае многослойной трофической ткани и многослойного же эндотеция разграничить эти ткани можно только после появления в клетках эндотеция специфических утолщений или после начала облитерации в клетках трофической ткани.

Тапетум — 1-слойная или многослойная ткань, провизорная, облигатно присутствующая в стенке микроспорангия. Выполняет в микроспорангии 3 функции — питания микроспор, формирования экзины, синтеза и высвобождения материала, используемого при отложении трифины и «полленкита» (Bhandari, 1984). Отличительной особенностью тапетальной ткани является ранняя специализация ее клеток, происходящая вскоре после их дифференциации. Умножение числа слоев тапетума в пыльниках представителей некоторых семейств происходит, по-видимому, уже после специализации тапетума как ткани (Камелина, 1985б; Терехин, 1987б).

Специфика образования основных тканей стенки микроспорангия позволяет различать в процессе ее формирования 3 вида морфогенетических процессов.

Дифференцирующие (неравные) деления — периклинальные деления, инициирующие разные по назначению ткани. Дифференцирующими являются, например, деления археспориальных клеток, дающих спорогенную и первичную париетальную ткань, деления клеток первичного или вторичного париетального слоя, приводящие к инициации тапетума. Деления, ведущие к умножению клеток и числа средних слоев, в строгом смысле дифференцирующими не являются, так как образование эндотеция и трофической ткани происходит на заключительных стадиях развития микроспорангия. Ложный «дифференцирующий» эффект создается лишь в случае типовой модели стенки микроспорангия: 3 слоя—3 ткани.

Формирующие (образующие; по: Ивановская, 1983) деления — периклинальные или антиклинальные деления, умножающие число клеток или клеточных слоев той или иной ткани. Формирующими являются, например, деления, ведущие к умножению числа клеток и клеточных слоев тапетума и средних слоев как предшественников образования эндотеция и трофической ткани.

---

[3] Провизорными называются временные структуры, исчезающие (в отличие от дефинитивных) в процессе развития.

Тканевая специализация. В отличие от предыдущих этот процесс не связан с делениями клеток. Однородные изменения, происходящие в отдельных клетках, приводят к образованию ткани одного типа, что видно на примере формирования фиброзных утолщений по мере обособления эндотеция.

В основе предложенных классификаций типов (способов) развития стенки микроспорангия лежит критерий направленной последовательности дифференцирующих делений, ведущих к инициации тапетума, выявленный уже в работах Warming (1873), Carniel (1961) и использованный в классификации Батыгиной с соавт. (1963), а также позже принятый Davis (1966) в отношении двудольного и однодольного типов. Наиболее отчетливо эта направленность дифференцирующих делений проявляется в типовых моделях стенки микроспорангия: 3 клеточных слоя—3 ткани (тапетум, средний слой, субэпидермальный слой, называемый эндотецием). Направленность дифференцирующих делений четко проявляется в последовательности образования слоев: тапетум—производное первичного париетального слоя при центробежной последовательности; тапетум—производное вторичного (внутреннего) париетального слоя при центростремительной последовательности. Таким образом, ключевым признаком для выявления типа развития стенки микроспорангия является онтогенетическое время инициации тапетума.

В связи с этим необходимо, чтобы критерий, лежащий в основе выделения типов, получил отражение в их названиях — центробежный и центростремительный (рис. 1, 2). Это целесообразно тем более, что соответствие между типами и таксонами разных уровней далеко не всегда соблюдается.

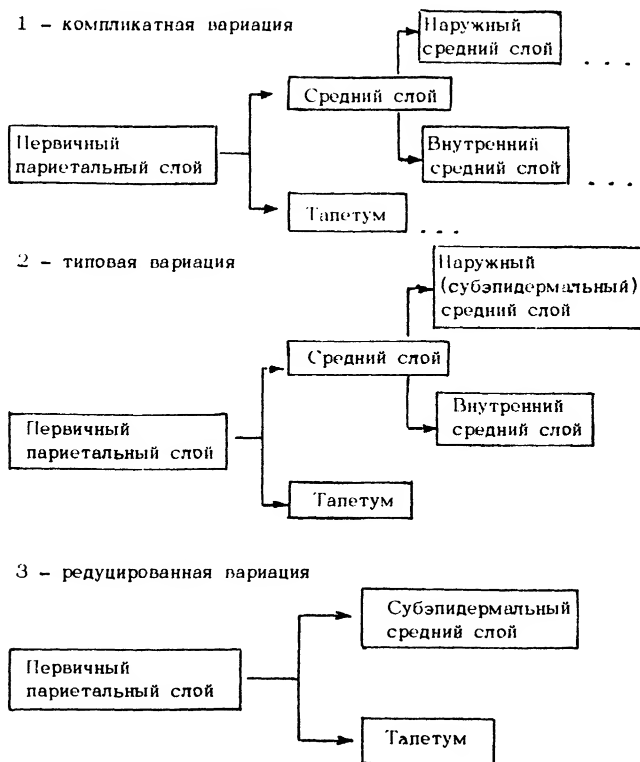
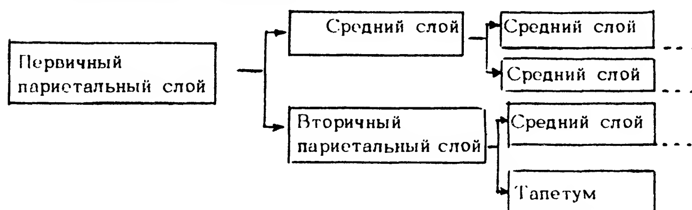


Рис. 1. Центробежный тип (Solanaceae-тип; по: Батыгина и др., 1963; двудольный тип; по: Davis, 1966) развития стенки микроспорангия покрытосемянных (из первичного париетального слоя) и его вариации.

Точками показана возможность формирующих делений и образования новых слоев.





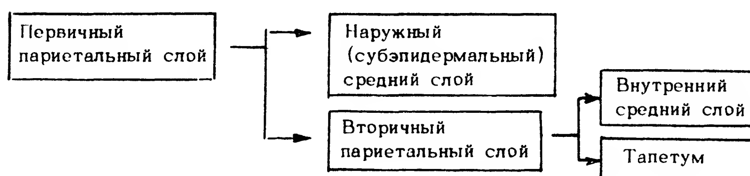


Рис. 2. Центростремительный тип (Umbelliferae-тип; по: Батыгина и др., 1963; однодольный и основной типы; по: Davis, 1966) развития стенки микроспорангия покрытосемянных (из первичного париетального слоя) и его вариации.

Точками показана возможность формирующих делений и образования новых слоев.

Выдвинутый Davis (1966) критерий поведения вторичных париетальных слоев для определения типовой принадлежности, на наш взгляд, неприменим хотя бы потому, что принадлежность к центробежному типу определяется уже в результате периклинальных делений первичного париетального слоя. По вышеизложенным причинам, а также потому, что обсуждаемая нами классификация относится к способам формирования стенки микроспорангия из париетального слоя, следует отказаться и от предложенных нами ранее (Батыгина и др., 1963) названий типов, основанных на их первоописаниях в таксонах (Solanaceae- и Umbelliferae-типы соответственно).

С нашей точки зрения, типовое разнообразие способов формирования стенки микроспорангия покрытосемянных из париетального слоя ограничивается 2 упомянутыми выше типами. Davis (1966), по-видимому, не имела оснований для выделения основного типа в качестве оригинального, сопоставимого, по изложенным выше критериям, с центробежным и центростремительным типами. И в центростремительном, и в основном типах развития тапетум является производным вторичного (внутреннего) париетального слоя. Все это позволяет оставить за основным типом лишь статус одной из вариаций центростремительного типа. Эту вариацию можно назвать «компликатной» (от англ. complicated — усложненный). В типовой (3-слойной) вариации центростремительного типа субэпидермальный средний слой инициируется в результате периклинальных делений клеток первичного париетального слоя, тогда как в компликатной вариации — в результате неоднократных периклинальных делений вторичного (наружного)

париетального слоя. Таким образом, в многослойных моделях конечный субэпидермальный средний слой может быть производным любой генерации периклинальных делений предшествующих субэпидермальных слоев. Все эти вариации развития соответствуют критерию центростремительного типа. При этом вторичный наружный париетальный слой в сущности не относится к категории париетальных слоев, так как его деления не являются дифференцирующими.

Исходя из вышесказанных соображений, нельзя признать типовой статус и за редуцированным типом. Он представляет собой в сущности одну из вариаций развития центробежного типа, сокращенную до 2 слоев, — «редуцированную» вариацию (от англ. reduced — сокращенный). Тапетум в этом случае также является производным первичного париетального слоя. О принадлежности редуцированной вариации развития к центробежному типу свидетельствуют данные об образовании у ряда видов семейств *Lemnaceae* и *Zannicheliaceae* среднего слоя в полном соответствии с центробежным типом формирования стенки микроспорангия (Caldwell, 1899; Лодкина, 1971; Ильина, 1990; Камелина, Терехин, 1990).

Из изложенного следует, что адекватным отражением разнообразия эволюционных преобразований стенки микроспорангия может служить иерархическая классификация, основанная на выделении 2 типов (центробежного и центростремительного) с несколькими вариациями в каждом из них (рис. 1, 2).

Особое место среди вариаций способов образования многослойной стенки микроспорангия центростремительного типа занимает вариация, описанная в сем. *Nymphaeaceae* и в некоторых родственных таксонах (Батыгина, Шамров, 1981б). При этом способе развития тапетум является производным третичного (внутреннего) париетального слоя (рис. 2, *1*). Эту вариацию можно назвать «пролонгированной» (от англ. prolonged — длительный), так как в ней находит свое наиболее полное выражение именно центростремительная тенденция в последовательности дифференцирующих делений, приводящих к образованию тапетума. Формально этот способ развития как бы выходит за границу критерия центростремительного типа. Поэтому в критерий центростремительного типа необходимо, вероятно, внести дополнения: тапетум — производное вторичного париетального слоя или его последующих дериватов (в отличие от центробежного типа, где тапетум ограничивает внутреннюю границу стенки микроспорангия уже при делении первичного париетального слоя).

Таким образом, схема предлагаемой иерархической классификации типов развития стенки микроспорангия покрытосемянных может быть представлена в следующем виде.

Центробежный тип
- Вариации:
  - 1 — компликатная (многослойная),
  - 2 — типовая (3-слойная),
  - 3 — редуцированная (2-слойная) (рис. 1, *1—3*).

Центростремительный тип
- Вариации:
  - 1 — пролонгированная (многослойная),
  - 2 — компликатная (многослойная),
  - 3 — типовая (3-слойная) (рис. 2, *1—3*).

Приведенные выше материалы свидетельствуют о необходимости внесения некоторых изменений в терминологию описания развития стенки микроспорангия. В принципе следует стремиться к сохранению устоявшихся терминов. Поэтому мы не можем согласиться, например, с предложением А. Н. Сладкова и Н. А. Гревцовой (1988) заменить термин «археспорий» выражением «инициальные (субэпидермальные) клетки». История фитоэмбриологии свидетельствует о том, что «археспорием» при описании стенки микроспорангия всегда называются клетки,

имеющие двойственную судьбу (Schnarf, 1929; Goebel, 1932; Maheshwari, 1950; и др.). Сужать понятие археспория до обозначения ранних стадий спорогенной ткани, что в сущности предлагают Сладков и Гревцова, на наш взгляд, ошибочно. Целесообразно, по-видимому, сохранить термины «первичный париетальный слой» и «вторичный париетальный слой». Как уже было отмечено, потребуется, очевидно, и введение понятия «третичный париетальный слой» для описания развития стенки микроспорангия у *Nymphaeaceae* и некоторых других семейств. Вероятно, необходимо уточнить термин «средние слои» — слои клеток сформированной стенки микроспорангия между эпидермой и тапетумом, а также ввести термин «трофическая ткань» для обозначения многослойной провизорной ткани, возникающей на базе средних слоев сформированной стенки микроспорангия.

В заключение рассмотрим возможные аспекты эволюционной (филогенетической) интерпретации способов и вариаций развития стенки микроспорангия покрытосемянных и возможность применения упорядоченных данных в этой области для целей систематики.

Необходимо учитывать прежде всего то обстоятельство, что развитие стенки микроспорангия к настоящему времени изучено у представителей менее половины семейств, составляющих систему цветковых растений. Как и большинство других эмбриологических признаков, способы формирования стенки микроспорангия в противоположность утверждениям Davis (1966) не всегда являются таксоноспецифическими на уровне семейств, порядков и т. д.

В некоторых крупных систематических группах у изученных таксонов прослеживается сходный способ образования стенки микроспорангия. Так, например, центробежный тип развития описан в порядках *Ebenales, Gentianales, Dipsacales, Polemoniales,* центростремительный тип — в порядках *Commelinales, Liliales.* С другой стороны, в ряде семейств описаны как центробежный, так и центростремительный типы (к последнему мы относим и основной тип). Такими семействами являются *Capparaceae, Brassicaceae, Sterculiaceae, Euphorbiaceae, Rosaceae, Zygophyllaceae, Apiaceae, Verbenaceae, Solanaceae* (Беляева, Родионова, 1983; Родионова, 1983; Савина, 1983; Батыгина, Колесова, 1983; Мандрик, Петрус, 1985; Камелина, 1985б; Гревцова, 1987; Фрейберг, 1987; Жукова, Поддубная-Арнольди, 1987).

В семействах *Lemnaceae* и *Zannicheliaceae* описаны типовая и редуцированная вариации центробежного типа (Ильина, 1990; Камелина, Терехин, 1990).

Общее распределение способов (типов) развития стенки микроспорангия среди покрытосемянных растений позволяет сделать вывод о несовпадении хода эволюционных преобразований стенки микроспорангия и хода филогении цветковых. Об этом свидетельствуют приведенные выше данные о распространении типов развития стенки микроспорангия в разных частях системы покрытосемянных. Присутствие разных типов развития в одном таксоне (например, в таксоне ранга семейства) свидетельствует о возможности параллельных эволюционных преобразований структур стенки микроспорангия.

Вопрос о конкретных направлениях эволюционных преобразований стенки микроспорангия остается не вполне ясным. Как мы показали выше, редуцированная вариация центробежного типа является в некоторых случаях завершающей стадией адаптации стенки микроспорангия к подводному опылению. В то же время остается не вполне понятным сходное направление редукционных изменений в сем. *Lemnaceae,* у представителей которого опыление происходит в воздушной среде. По этому вопросу необходимы дополнительные исследования.

Сложным является и вопрос о модусах эволюционных преобразований стенки микроспорангия. Общее увеличение или уменьшение числа слоев стенки происходит, по-видимому, за счет изменения числа конечных периклинальных делений. В то же время редуцированная вариация тесно связана с более ранней дифференциацией тапетума.

Несовпадение хода эволюционных преобразований стенки микроспорангия и филогении цветковых свидетельствует об относительном значении этих данных для систематики. Общий уровень изученности стенки микроспорангия покрытосемянных остается невысоким, что требует усиления сравнительных исследований структур стенки микроспорангия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимова Г. К. Семейство *Alangiaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1987. Т. 4. С. 15—18. — *Батыгина Т. Б., Колесова Г. Е.* Семейство *Euphorbiaceae* // Там же. 1983. Т. 2. С. 267—277. — *Батыгина Т. Б., Терехин Э. С., Алимова Г. К., Яковлев М. С.* Генезис мужских спорангиев *Gramineae* и *Ericaceae* // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 8. С. 1108—1120. — *Батыгина Т. Б., Шамров И. И.* Семейство *Ceratophyllaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1981а. Т. 1. С. 110—115. — *Батыгина Т. Б., Шамров И. И.* Эмбриология нимфейных и лотосовых. 1. Развитие пыльника // Бот. журн. 1981б. Т. 66. № 12. С. 1696—1709. — *Беляева Л. Е., Родионова Г. Б.* Семейство *Brassicaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1983. Т. 2. С. 154—164. — *Гревцова Н. А.* Семейство *Apiaceae* // Там же. 1987. Т. 4. С. 35—44. — *Гревцова Н. А., Сладков А. Н.* О возможности унификации терминов при описании развития стенки микроспорангия // Биол. науки. 1983. № 10. С. 83—87. — *Жукова Г. Я., Поддубная-Арнольди В. А.* Семейство *Solanaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1987. Т. 4. С. 241—248. — *Ивановская Е. В.* Цитоэмбриологическое исследование дифференцировки клеток растений. М.: Изд-во МГУ, 1983. 140 с. — *Ильина Г. М.* Семейство *Lemnaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1990. Т. 5. С. 279—288. — *Лодкина М. М.* Формирование пыльцевых мешков у двух видов ряски // Матер. V Всесоюз. совещ. по эмбриологии растений. Кишинев, 1971. С. 102. — *Камелина О. П.* Семейство *Roridulaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1985а. Т. 3. С. 18—20. — *Камелина О. П.* Семейство *Escalloniaceae* // Там же. 1985б. Т. 3. С. 9—14. — *Камелина О. П.* Семейство *Cymodoceaceae* // Там же. 1990. Т. 5. С. 52—54. — *Камелина О. П., Терехин Э. С.* Семейство *Zannicheliaceae* // Там же. 1990. Т. 5. С. 44—50. — *Коробова С. Н.* Семейство *Saxifragaceae* // Там же. 1985. Т. 3. С. 26—29. — *Мандрик В. Ю., Петрус Ю. Ю.* Семейство *Rosaceae* // Там же. 1985. Т. 3. С. 55—64. — *Наумова Т. Н.* Семейство *Celastraceae* // Там же. 1987а. Т. 4. С. 49—54. — *Наумова Т. Н.* Семейство *Asclepiadaceae* // Там же. 1987б. Т. 4. С. 132—137. — *Никитичева З. И.* Семейство *Scrophulariaceae* // Там же. 1987. Т. 4. С. 251—259. — *Родионова Г. Б.* Семейство *Capparaceae* // Там же. 1983. Т. 2. С. 150—154. — *Савина Г. И.* Семейство *Sterculiaceae* // Там же. 1983. Т. 2. С. 248—251. — *Сладков А. Н., Гревцова Н. А.* О формировании стенки микроспорангия покрытосемянных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 4. С. 69—74. — *Соколовская Т. Б.* Семейство *Ranunculaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1981. Т. 1. С. 130—138. — *Соколовская Т. Б.* Семейство *Elatinacea* // Там же. 1983. Т. 2. С. 96—98. — *Солнцева М. П.* Семейство *Polygonaceae* // Там же. 1983. Т. 2. С. 53—58. — *Солнцева М. П.* Семейство *Melastomataceae* // Там же. 1985. Т. 3. С. 94—96. — *Сравнительная* эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1981. Т. 1. 264 с.; 1983. Т. 2. 363 с.; 1985. Т. 3. 285 с.; 1987. Т. 4. 391 с.; 1990. Т. 5. 332 с. — *Тахтаджян А. Л.* Классификация и филогения цветковых растений // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1980. Т. 5. Ч. 1. С. 107—112. — *Терехин Э. С.* Семейство *Viscaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1987а. Т. 4. С. 82—86. — *Терехин Э. С.* Семейство *Orobanchaceae* // Там же. 1987б. Т. 4. С. 268—272. — *Терехин Э. С.* Семейство *Najadaceae* // Там же. 1990. Т. 5. С. 54—56. — *Терехин Э. С., Анисимова Г. М.* Семейство *Rafflesiaceae* // Там же. 1981. Т. 1. С. 96—100. — *Фрейберг Т. Е.* Семейство *Verbenaceae* // Там же. 1987. Т. 4. С. 219—225. — *Шевченко С. В.* Семейство *Oannaceae* // Там же. 1990. Т. 5. С. 245—247. — *Якобсон Л. Я., Терехин Э. С.* Семейство *Ericaceae* // Там же. 1983. Т. 2. С. 202—209. — *Bhandari N. N.* The microsporangium // Embryology of angiosperms. Berlin; Heidelberg; N. Y.; Tokyo, 1984. P. 52—122. — *Caldwell O. W.* On the life history of *Lemna minor* // Bot. Caz. 1899. Vol. 27. N 1. P. 37—66. — *Carniel K.* Das Antherentapetum von *Zea mays* // Österr. bot. Zeit. 1961. Bd 108. H. 1. S. 89—96. — *Davis G. L.* Systematic embryology of the angiosperms. N. Y.; London; Sydney, 1966. 528 p. — *Goebel K.* Organographie der Pflanzen. Jena, 1932. 3-e Aufl. Teil 3. S. 1380—1445. — *Maheshwari P.* An introduction to the embryology of angiosperms. N. Y., 1950. 453 p. — *Schnarf K.* Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1929. 689 S. — *Warming E.*

Untersuchungen über pollenbildende Phyllome und Kaulome // Hanstein's Bot. Abhandl. 1873. Bd 2. H. 2. S. 1—90.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 VII 1992

SUMMARY

The hierarchical classification of microsporangium wall types and variations from primary parietal layer is proposed. Two main types of microsporangium wall development are confirmed: centrifugal and centripetal. Within each type 3 variations are distinguished. In centrifugal type these are typical, complicated and reduced variations and in centripetal type are typical, complicated and prolonged variations. The terminology which is used in description of the microsporangium wall development is discussed. The questions of the distribution of microsporangium wall types among various taxa of Angiosperms are considered.

УДК 581.442

Н. В. Шилова

О ПЕРИОДИЧНОСТИ ЗАЛОЖЕНИЯ ЛИСТЬЕВ И ФОРМИРОВАНИИ ПОЧЕК У БОРЕАЛЬНЫХ КУСТАРНИЧКОВ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ

N. V. SHILOVA. ON THE PERIODICTY OF LEAF INITIATION AND BUD FORMATION IN BOREAL DWARF SHRUBS OF TAIGA ZONE

У бореальных кустарничков *Oxycoccus palustris, O. microcarpus, Andromeda polifolia* (сем. *Ericaceae*) и *Linnaea borealis* (сем. *Caprifoliaceae*) изучали кинетику процессов роста и морфогенеза. В подзоне южной тайги (Ленинградская обл., 60° с. ш.) продолжительность видимого роста — 1.0—1.5, морфогенеза — 2.0—2.5 мес. Морфогенез состоит из 3—4 периодов заложения листьев. Эти периоды, так же как и разделяющие их интервалы, длятся от 1 до 3 нед, пластохрон листьев — 3—3.5 сут. Закладываются листья 2 типов: отчленяющиеся в первой половине лета листья разрастаются в этом же году, остальные входят в состав почек возобновления. Удлиненные годичные побеги, образованные в результате фиксированного и неограниченного роста, гетерофилльные. У растений северотаежной (Мурманской обл., 67° с. ш.) популяции рост и морфогенез короче, летом бывает 2—3 более коротких, чем в Ленинградской обл., периода заложения листьев; удлиненные годичные побеги состоят только из листьев, которые закладываются в предыдущем году в почке. В связи с коротким вегетационным периодом дифференциация побегов в кроне кустарничков выражена слабо.

Исследование роста и развития в морфологии обычно начинается с описания пространственных и временны́х особенностей формы растений (Ritterbusch, 1982). Ритмы, скорость и продолжительность ростовых процессов в конечном итоге являются ключом к объяснению специфики строения и габитуса растений (Foster, 1928; Schüepp, 1938; Василевская, 1954; Серебрякова, 1971; Tomlinson, 1982). Вслед за этими исследователями A. Ritterbusch (1990) еще раз обращает внимание фитоморфологов на то, что структуру нельзя правильно понять, если не рассматривать ее взаимосвязь с временно́й организацией. Тем не менее временно́й аспект по сравнению с пространственным до сих пор не учитывается и крайне мало отражен в литературе. Временны́е измерения являются необходимым предварительным условием при любом количественном описании и сравнении органогенеза у родственных таксонов (Ritterbusch, 1990).

Определение временны́х параметров морфогенеза необходимо при сравнении типов заложения почек в разных экологических условиях. В настоящее время растения разных природно-климатических зон в этом плане слабо изучены.

Динамику заложения листьев и рост побегов у тропических деревьев в бессезонном климате изучали немногие исследователи (Bond, 1942, 1945; Koriba, 1958; Hallé, Martin, 1968; Purohit, Nanda, 1968; Borchert, 1969; Greathouse et al., 1971). F. Hallé с соавт. (1978) справедливо считают, что изучение ритмов морфогенеза в апикальной меристеме обязательно следует проводить вместе с изучением митотической деятельности, что и сделано в цитируемой работе. Больше таких работ нет. Действительно, выявленные с помощью определения пластохрона ритмы заложения листьев, безусловно, корректируются при подсчете частоты митозов. Однако число возможных объектов, на которых удается провести эту трудоемкую работу, резко уменьшается (до 1—2). В то же время приближенная оценка активности апикальной меристемы на основании скорости заложения

листьев свидетельствует о замедлении или ускорении митозов в верхушечной меристеме. Установлено, что период митотической деятельности в апикальной меристеме побега *Hevea brasiliensis* продолжается около 40 дней в году, из которых примерно 10 проходят фактически без митозов (Hallé et al., 1978). Апикальная активность *Quercus sessiliflora* — от 10 до 15 дней, а рост продолжается 9—15 дней, так что общий цикл (20—30 дней) близок к циклу *Hevea brasiliensis* (Lavarenne-Allary, 1965). Заложение листовых примордиев у тропических деревьев в бессезонном климате происходит в течение длительного времени (Borchert, 1969), активность апикальной меристемы, как и видимый рост, ритмична (Greathouse et al., 1971). Для обозначения порции листовых зачатков, которые появляются в течение 1 периода деятельности апикальной меристемы, F. Hallé и R. Martin (1968) предложили понятие «единица морфогенеза».

Несмотря на широкое исследование развития почек растений умеренных широт, временнóй анализ этих процессов для растений сезонного климата проводится еще в редких случаях. Недавно опубликован цикл работ о ритмах органогенеза и роста у растений Субарктики и Арктики (Шилова, 1976, 1977, 1979, 1988, 1991). В этих работах временнЫе параметры почек возобновления определены в пластохронах (в сутках) и выявлены разные временнЫе типы.

Настоящая статья является продолжением работ о ритмах заложения и роста листьев растений в условиях Севера. В задачи работы входило сравнительное изучение процессов формирования почек у некоторых бореальных и гипоарктических видов в подзоне северной и южной тайги.

Природные условия, материал и методика

Материал для исследования собирали в 1991 г. в подзоне южной тайги (Ленинградская обл., ж.-д. ст. «78-й км» в направлении на Калище, к юго-западу от С.-Петербурга) и в подзоне северной тайги (Мурманская обл., Хибины, Полярно-альпийский ботанический сад).

Районы работ характеризуются влажным климатом с умеренно теплым летом и умеренно мягкой зимой (Климатический..., 1960). В Ленинградской обл. продолжительность вегетационного периода в среднем составляет 150—170 дней, многолетняя среднемесячная температура воздуха января —7.5, июля — +17.7 °С. Годовая сумма осадков 550—850 мм. В сравнении с многолетними данными лето 1991 г. было немного теплее: среднемесячная температура воздуха в июне и июле превысила норму на 0.5, в августе — на 1.5°.

В Хибинских горах продолжительность вегетационного периода короче — 100—119 дней (Аврорин и др., 1936; Мишкин, 1953). Средняя многолетняя температура воздуха в январе —13.2, в июле — +13.1°; июль и август — самые теплые и дождливые месяцы. Годовая сумма осадков в среднем составляет 600—800 мм. В 1991 г. лето было холоднее обычного, средняя температура воздуха в июле была ниже нормы на 1.6°. Таким образом, погодные условия лета 1991 г. способствовали выявлению наблюдаемых в норме различий в районах работ.

Объектами исследования были широко распространенные в пределах таежной зоны растения: бореальный циркумполярный вид *Oxycoccus palustris* Pers., гипоарктический евразиатский *O. microcarpus* Turcz. ex Rupr., гипоарктобореальный циркумполярный *Andromeda polifolia* L. (сем. *Ericaceae*) и бореальный евразиатский *Linnaea borealis* L. (сем. *Caprifoliaceae*) (Флора Северо-Востока..., 1977).

Oxycoccus palustris, O. microcarpus, Andromeda polifolia довольно часто встречаются во всей Ленинградской обл., их обычные местообитания — сфагновые верховые болота (Флора Ленинградской области, 1965). *Linnaea borealis* в области встречается нередко, произрастает в ельниках-зеленомошниках с малой степенью

развития травяно-кустарничкового покрова. Этот вид слабо конкурентоспособен (Фокина, Новицкая, 1980). В Хибинах *Oxycoccus microcarpus* (нечасто) и *Andromeda polifolia* (часто) растут на моховых болотах в лесном поясе, *Linnaea borealis* встречается часто и почти во всех поясах (Мишкин, 1953). Во флоре Хибинских гор бореальные виды составляют 40%, гипоарктические — 16% (Мишкин, 1953).

Для исследования ритмов заложения листьев собирали вегетативные побеги средневозрастных генеративных особей в популяции с июня до сентября через каждые 5—7 дней, так как именно в этот период температурный режим наиболее благоприятен для роста и появляется бóльшая часть зачатков листьев. Сбор материала проводили в 10—15-кратной повторности. Материал фиксировали в 75%-м спирте и ФАА (формалин : уксусная кислота : 70%-й спирт). При препарировании верхушечных почек и верхушек побегов у *Oxycoccus palustris, O. microcarpus, Linnaea borealis* и верхних пазушных почек у *Andromeda polifolia* под микроскопом МБС-1 определяли число зачатков листьев в разные сроки сбора; для каждого вида растений устанавливали минимальные и максимальные значения этого числа. В последующие сроки наблюдений сравнивали эти значения между собой в ряду с максимальными (или соответственно с минимальными) показателями. Подтверждением достоверности является небольшая степень варьирования числа фитомеров в пределах одной пробы.

На основании полученных данных устанавливали число зачатков листьев, заложенных за лето; определяли пластохрон (в часах и днях), его изменение в течение вегетационного периода, ритмы и продолжительность органогенеза. Изменения скорости заложения листьев сопоставляли с изменением хода среднесуточных температур за летние месяцы и фенологическими фазами растений. Материал для сканирующей электронной микроскопии фиксировали в глутаровом альдегиде и обезвоживали в спиртах по общепринятой методике. После высушивания при критической точке и напыления золотом верхушки побегов изучали с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-35C.

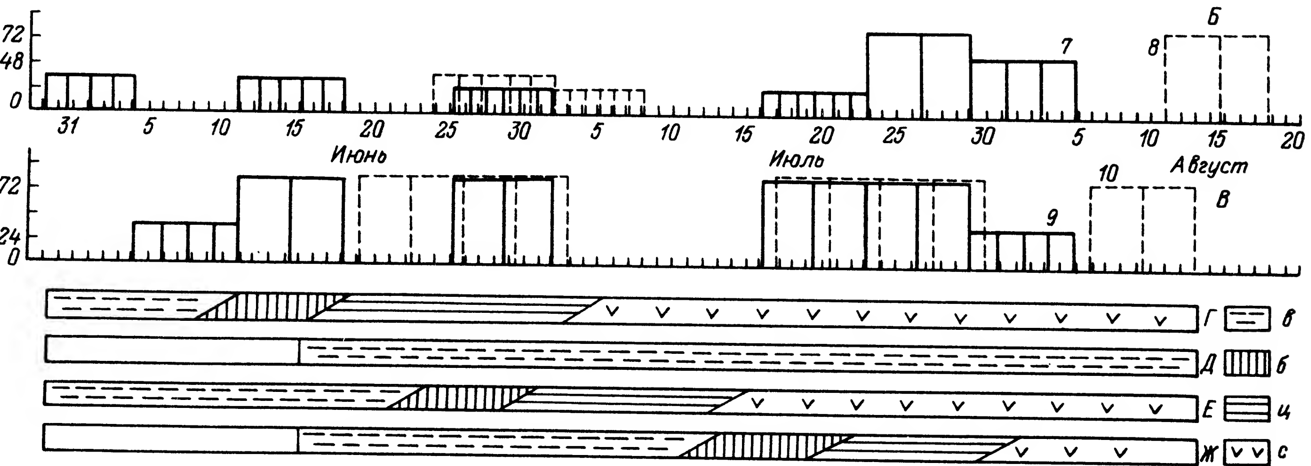
Термины «порция зачатков листьев» (Серебрякова, 1971), «единица морфогенеза» (Hallé, Martin, 1968), «цикл листовых зачатков» (Шилова, 1988) предложены для обозначения серии листовых зачатков, которые закладываются непрерывно во время внутрипочечного роста. Объем и соотношение этих терминов рассмотрены ранее (Шилова, 1988). В данной работе принят термин «цикл листовых зачатков».

Периоды внутрипочечного роста («волны роста»), в течение которых закладывается порция метамеров, соответствующая 1, 2 или большему числу циклов листовых зачатков, обозначены как «однотактные», «двухтактные», «многотактные» периоды (Серебрякова, 1971). Сравнение кинетики формообразовательных процессов проводилось на основании временны́х единиц роста (пластохронов, в ед. времени) и периодов внутрипочечного роста, в течение которых отчленяются листья одного или нескольких циклов.

Результаты исследования

Oxycoccus palustris — простратный кустарничек со стелющимися удлиненными и прямостоячими укороченными побегами, заканчивающимися цветками (Тяк, 1982). На укороченных побегах образуется до 14—16 фитомеров (3—4 чешуи, 2—3 катафилла и 7—9 листьев), на удлиненных — 18—28 (38) фитомеров (4—5 чешуй, 3—5 катафиллов и 7—18 листьев). Емкость зрелых верхушечных почек возобновления — до 14 (16) листовых зачатков (табл. I, *1*).

Проведенное исследование показало, что рост побегов растений южнотаежной популяции (Ленинградская обл.) продолжался более 1 мес (27 V—2 VII), наибольшие приросты отмечены одновременно с цветением растений (рис. 1, *3, Г*).


А
Б
В
Июнь
Июль
Август
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
Г
Д
Е
Ж
в
б
ц
с

Заложение листьев (ЗЛ) на верхушке удлиненных побегов началось в 3-й декаде мая, продолжалось 2 мес (69 сут) и закончилось в 1-й декаде августа. В июне и июле периодически закладывались порции («единицы морфогенеза» Hallé) из 4—5 (6) и 11 листьев, перерывы между соответствующими «волнами» (периодами) морфогенеза были от 1 до 3 нед (рис. 1, *7*). В ранние короткие периоды ЗЛ (6—7 сут) закладывалось по 4—5 (6) листьев, их пластохрон был от 28 до 36 ч. Во второй половине лета в течение позднего двухтактного периода ЗЛ (21 сут) появилось 11 листовых зачатков, их пластохрон был от 24 до 84 ч. В целом активный морфогенез продолжался около 6 нед, пассивный период сохранялся 4 нед (см. таблицу).

Особенности заложения почек у растений в северной и южной подзонах тайги

Виды	Продолжительность периода заложения листьев, сут		Число фитомеров, закладывающихся за период морфогенеза		Число периодов заложения листьев	Продолжительность		Число заложенных летом фитомеров	Емкость зрелой почки, шт. листовых зачатков
	мин.	макс.	мин.	макс.		всех периодов заложения листьев, сут	всех пассивных интервалов, сут		
Oxycoccus palustris (Л)	6	21	4	11	4	41	28	28(38)	14(16)
O. microcarpus (X)	7	14	2	11	2	21	35	13	13(16)
Linnaea borealis (Л)	7	21	2	8	3	42	21	16	8—10
L. borealis (X)	7	14	2	4	3	35	21	8—10	10—12
Andromeda polifolia (Л)	7	21	2—3	11	4	42	35	18(19)	16—18(19)
A. polifolia (X)	7	14	2	(4)—5	3	29	21	11—12	12—14

Примечание. В скобках при названии вида указано место сбора материала: Л — Ленинградская обл., Х — Хибины.

При сравнении числа листьев на побегах и в зрелых верхушечных почках выявлено, что появившиеся в июне на конусе нарастания зачатки листьев (13 и более) разрастаются вскоре после их заложения. Соответствующие листья расположены в верхней зоне побегов и обычно отличаются мелкими размерами. Очевидно, что удлиненные побеги гетерофилльные, они состоят из закладывающихся в разные годы и существенно различающихся по возрасту листьев 2 генераций. После того как во второй половине лета рост побегов заканчивается, в течение 2 периодов ЗЛ (1 и 3 нед) закладываются почки возобновления из 14—16 фитомеров.

В июне во время интенсивного видимого роста побегов емкость почек составляет 6—7 листовых зачатков. В конце июля почки хорошо заметны и полностью сформированы. Весенние заморозки, которые наступили в мае 1990 г., вызвали массовое отмирание верхушечных почек; позднее началось пролептиче-

Рис. 1. Заложение листовых зачатков, фенологическое развитие и рост листьев *Oxycoccus palustris*, *O. microcarpus*, *Linnaea borealis*.

А — ход среднесуточной температуры (*1* — у поверхности почвы, Ленинградская обл.; *2* — на высоте 30 см от поверхности почвы, Хибины) и рост листьев (*3—6*). По оси абсцисс — даты сбора материала; по осям ординат: слева — температура, °С, справа — прирост, мм. *Б*, *В* — продолжительность заложения фитомеров летом и изменение пластохрона в ходе заложения зачатков листьев. По оси абсцисс — даты сбора материала; по оси ординат — пластохрон, ч. *Г—Ж* — фенологическое развитие; *в* — вегетация, *б* — бутонизация, *ц* — цветение, *с* — плодоношение. *3*, *7*, *Г* — *O. palustris*, Ленинградская обл.; *4*, *8*, *Д* — *O. microcarpus*, Хибины; *5*, *9*, *Е* — *Linnaea borealis*, Ленинградская обл.; *6*, *10*, *Ж* — *L. borealis*, Хибины. Число столбиков соответствует числу заложенных листьев; высота столбиков — относительная продолжительность пластохрона, разрывы между ними — паузы.

ское развитие верхних пазушных почек. Это подтверждается и наблюдениями Г. В. Тяк (1982) в Костромской обл.

Oxycoccus microcarpus — простратный кустарничек с 2 типами побегов — удлиненными и укороченными. На удлиненных побегах образуются 5—7 низовых листьев (4—5 чешуй и 2—3 катафилла) и 5—11 настоящих листьев. Их зрелые верхушечные почки имеют емкость 13 (16) листовых зачатков (табл. I, *3, 4*).

У растений северотаежной популяции (Хибины) *O. microcarpus* рост побегов продолжался около 3 нед (23 VI—15 VII): он начался примерно на 3 нед позднее, чем у *O. palustris,* и закончился также несколько позднее (рис. 1, *4*).

Заложение листьев в верхушечных почках удлиненных побегов и их видимый рост начались в 3-й декаде июня. Отчленение листьев продолжалось 2 мес (56 сут) и закончилось во второй половине августа (рис. 1, *8*). За это время появились 2 порции из 11 и 2 зачатков листьев, интервал между образованием которых составил более 1 мес (35 сут).

Первой за 2 нед заложилась порция из 11 чешуй и катафиллов, пластохрон которых был 38 и 24 ч соответственно. Позднее (в августе) появились зачатки листьев (пластохрон 84 ч). В целом в Хибинах морфогенез *O. microcarpus* активно продолжался 3 нед, что в 2 раза короче, чем у *O. palustris* в Ленинградской обл. Интересно, что продолжительность видимого и внутрипочечного роста побегов оказалась примерно одинаковой (см. таблицу). Емкость зрелых почек — 14 (16) фитомеров, которые формируются за 2 периода ЗЛ. Все листовые зачатки, которые появляются на конусе нарастания летом (кроме, может быть, 2—3), входят в состав почек возобновления следующего года (см. таблицу). Заложение репродуктивных почек у растений в Хибинах не происходило.

Таким образом, при сравнении ростовых процессов растений близких видов (*O. palustris* и *O. microcarpus*) выявлено, что у растений *O. microcarpus* (Хибины) короче продолжительность как видимого, так и внутрипочечного роста, меньше периодов ЗЛ и они более короткие. Вследствие этих особенностей на годичных побегах *O. microcarpus* образуется вдвое меньше листьев и почти все заложенные летом листья относятся только к 1 генерации (побеги преформированные).

Linnaea borealis — простратный кустарничек с удлиненными и укороченными побегами. Удлиненные побеги (от 10 см и более) с 4—6 чешуями и 6—20 листьями. Емкость зрелых верхушечных почек (табл. I, *5*) — 8—10 листовых зачатков.

Видимый рост побегов у растений южнотаежной популяции (Ленинградская обл.) (рис. 1, *5*) продолжался более 1 мес (28 V—9 VII).

Заложение листьев началось в 1-й декаде июня, продолжалось 2 мес (63 сут) и закончилось в 1-й декаде августа. Листья закладывались периодически, 3 «волнами», перерывы между которыми составляли от 1 до 3 нед (рис. 1, *9*). В июне за 14 и 7 сут появились порции из 6 и 2 листовых зачатков; их пластохрон был 42—84 ч. Они разрастались в этом же году. Позднее (во второй половине июля) за 1 двухтактный период морфогенеза (3 нед) сформировалась верхушечная почка из 8 листовых зачатков (пластохрон 84—34 ч). Таким образом, удлиненные побеги являются гетерофилльными; они сложены листьями 2 типов: кроме 8—10 листьев преформированных побегов, которые закладываются в предыдущем году и находятся более 10 мес в почке, имеется 6—8 листьев, которые закладываются в текущем году и разрастаются через 3—4 нед после образования на конусе нарастания.

Емкость верхушечной почки изменяется от 4—6 листовых зачатков в начале лета, когда идет видимый рост, до 8—10 в сентябре, после завершения роста, когда ее составляют зачатки, появившиеся за 1 двухтактный период. В целом органогенез шел активно 42 сут, пассивный период был 21 сут; летом было заложено 16 листовых зачатков.

Удлиненные побеги растений северотаежной популяции (Хибины) состоят из 4—6 чешуй и 6—8 (12) листьев, в их верхушечных почках содержится 10—12 листовых зачатков (табл. II, *1*). Видимый рост побегов *Linnaea borealis* продол-

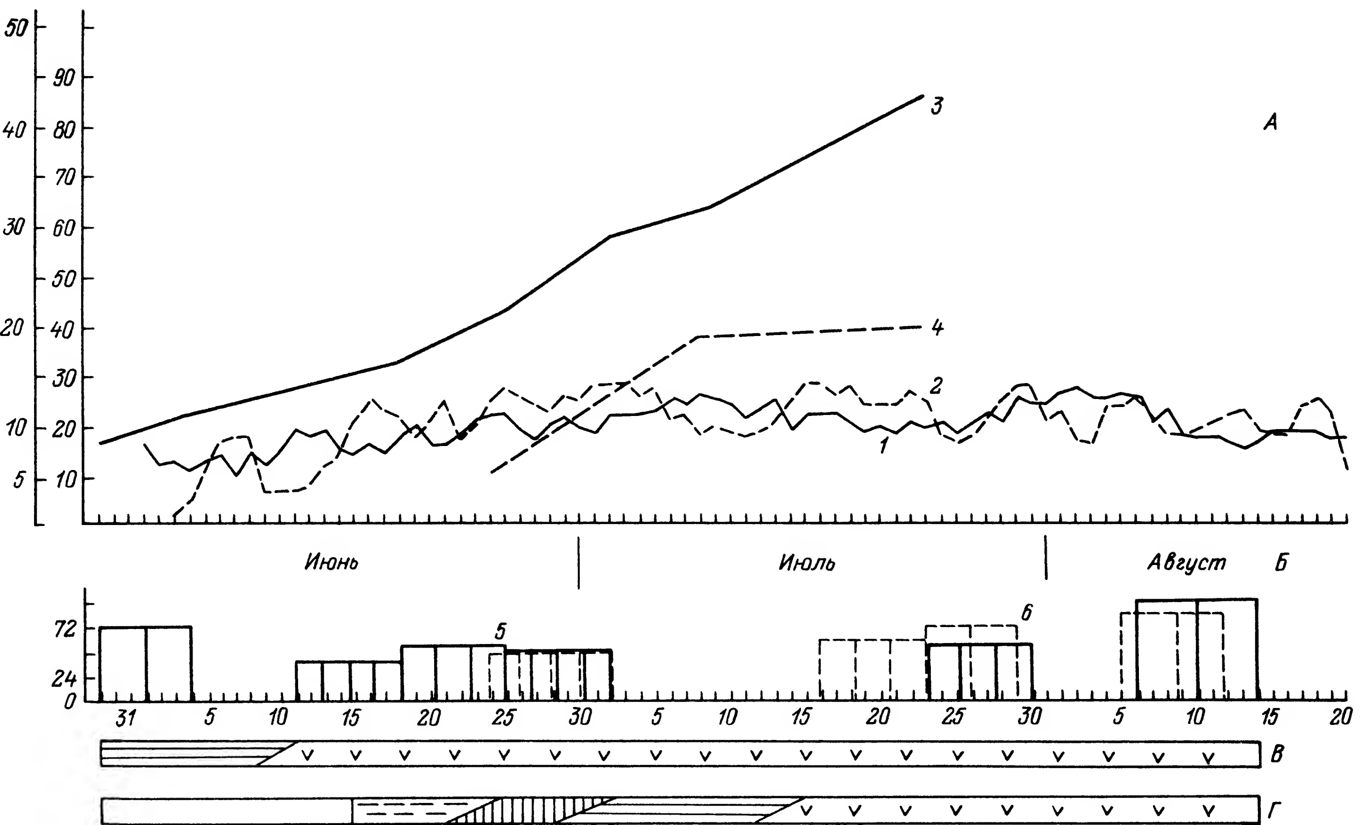


Рис. 2. Заложение листовых зачатков, фенологическое развитие и рост листьев *Andromeda polifolia*.

А — ход среднесуточной температуры (*1* — у поверхности почвы, Ленинградская обл.; *2* — на высоте 30 см от поверхности почвы, Хибины) и рост листьев (*3*, *4*); *Б* — продолжительность заложения фитомеров летом и изменение пластохрона в ходе заложения зачатков листьев; *В*, *Г* — фенологическое развитие. *3*, *5*, *В* — Ленинградская обл.; *4*, *6*, *Г* — Хибины. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

жался около 3 нед (24 VI—15 VII). В верхушечных почках удлиненных побегов заложение листьев происходило 3 «волнами» и продолжалось около 2 мес (56 сут), пластохрон был 84 ч. В 2-недельные июньский и июльский периоды морфогенеза появилось по 4 листовых зачатка (рис. 1, *10*); в августе было заложено еще 2 листа (1 нед). На удлиненных побегах, так же как и на укороченных, развиваются листья, зачатки которых были заложены в почке летом предыдущего года (см. таблицу). Активный период ЗЛ продолжается 35, пассивный — 21 сут.

Таким образом, у растений северотаежной популяции более короткий период видимого и внутрипочечного роста, у них быстрее заканчивается заложение почек и закладывается почти в 2 раза меньше листьев; рост фиксированный, и развиваются только преформированные побеги (в понимании Крамера, Козловского, 1983). Только в Хибинах были встречены растения, у которых в мутовках было по 3 листа.

Andromeda polifolia — прямостоячий кустарничек с вегетативными побегами одного типа, на которых образуются 4 чешуи, 5 катафиллов и 7—9 листьев. Емкость закрытых зрелых почек у растений в Ленинградской обл. — 16—18 (19) листовых зачатков (табл. II, *3, 4*).

У растений южнотаежной популяции видимый рост начался в конце мая (рис. 2, *3*) и продолжался около 2 мес (27 V—23 VII). Внутрипочечный рост, который начался одновременно с видимым, закончился позднее его и шел периодически, 4 «волнами» (рис. 2, *5*); периоды ЗЛ, как и паузы между периодами, продолжались от 1 до 3 нед.

В мае и в начале июня на верхушке вегетативных побегов быстро (пластохрон 33 ч) закладывались листья; в это же время в пазушных почках появлялись чешуи (42—72 ч) и катафиллы (34—42 ч), за 3 нед заложено 11 зачатков. В конце июля и в августе в пазушных почках листья закладывались 2 порциями, их пластохрон был 56—84 ч. В целом активный органогенез продолжался 6 нед (42 сут), паузы — 5 нед (35 сут).

Вегетативные побеги имеют листья 2 генераций: бóльшую их часть составляют листья, заложенные в предыдущем году (10—11 мес в почке), только от 2 до 7 листьев разрастаются из примордиев, появляющихся на верхушке побега в текущем году.

У растений северотаежной популяции на вегетативных побегах образуются 4 чешуи, 2—4 катафилла и 6 листьев, в их верхушечных почках — 12—14 листовых зачатков (табл. II, *5, 6*).

В Хибинах рост побегов растений начался в конце июня и продолжался 2 нед (24 VI—8 VII). Начавшийся в это же время внутрипочечный рост (24 VI—12 VIII) был периодическим и состоял из 3 периодов ЗЛ (от 1 до 2 нед), во время которых закладывалось 4 (5), 5 и 2 листовых зачатка (рис. 2, *6*). Внутрипочечный рост закончился в первой половине августа. Активный органогенез длился 4 нед, пассивные интервалы составляли 3 нед. После заложения чешуй одновременно с началом цветения наступила пауза.

Таким образом, бореальные кустарнички южнотаежной зоны характеризуются довольно продолжительным (1—1.5 мес) видимым ростом и периодическим, многократно повторяющимся морфогенезом (2.0 — 2.5 мес), который состоит из 3—4 периодов ЗЛ. Продолжительность этих периодов, как и разделяющих их пассивных интервалов, бывает от 1 до 3 нед. За 1 период ЗЛ закладывается единица морфогенеза, которая соответствует 4—5 (6) или 8—11 листовым примордиям. Даже у одного и того же вида единицы морфогенеза могут быть разной емкости. Закладывающиеся в начале лета, когда ростовые процессы идут интенсивно, порции из 4—6 листьев по числу фитомеров составляют 1 цикл листовых зачатков. Во второй половине лета, когда рост побегов заканчивается, закладываются порции фитомеров из 10—11 листовых зачатков, что составляет

2 цикла. Большие порции часто образуются при заложении почек возобновления в конце или в начале вегетационного периода (если формируются только преформированные побеги). Однотактные периоды ЗЛ часто наблюдались в процессе открытого роста в июне, причем заложенные в это время листья разрастаются в текущем году. В августе отчленяются порции из 2—3 листьев, что соответствует одноразовой «работе» всех центров конуса нарастания, производящих листовые зачатки. Самый короткий пластохрон выявлен при заложении чешуй и катафиллов у *O. microcarpus*. У всех кустарничков пластохрон листьев примерно одинаков — 3.0—3.5 сут. Быстрее закладываются только листья весенней генерации.

При сравнении разных популяций одного и того же вида или близких видов выявлено, что у растений северных популяций в отличие от южных видимый и внутрипочечный рост бывает короче (14—21 и 49—56 сут соответственно), их морфогенез складывается из 2—3 более коротких периодов ЗЛ (до 14 сут). С сокращением длины вегетационного периода в северных широтах и сопряженными с ним изменениями продолжительности роста и морфогенеза все (или почти все) листья годичных побегов закладываются в почках еще в предыдущем году (преформированные побеги с фиксированным ростом), и поэтому на их удлиненных побегах вдвое меньше листьев. В этих условиях листья как удлиненных, так и укороченных побегов развиваются 10—12 мес в почке и гетерофилльные побеги не образуются. При сокращенном вегетационном периоде, когда ростовые процессы короче, дифференциация побегов в кроне выражена слабее.

Растения южнотаежных популяций бореальных кустарничков сходны с деревьями и кустарниками умеренной области тем, что у них в кроне образуются удлиненные и укороченные побеги (Critchfield, 1960; Kozlowski, Clausen, 1966), характеризующиеся фиксированным ростом; удлиненные побеги гетерофилльные, образованные в результате фиксированного и неограниченного роста, заметно отличаются от укороченных.

Проблема ритмичности роста, вопросы продолжительности периодов роста апикальной меристемы и побегов, соотношения единиц морфогенеза и роста обсуждаются в монографии Hallé с соавт. (1978) в связи с архитектурными моделями. Детальные исследования *Hevea brasiliensis* (Hallé et al., 1978), а также *Quercus sessiliflora* (Lavarenne-Allary, 1965) показали, что активность апикальной меристемы у них продолжается от 10—15 сут до 1 мес. В результате настоящего исследования выявлено, что у бореальных кустарничков периоды активности апикальной меристемы составляют от 7 до 21 сут; после окончания роста морфогенез продолжается еще 4—5 нед. Единица роста — годичный побег — формируется из 2—5 единиц морфогенеза.

Отсутствие фактического материала о формировании почек возобновления в единицу времени и временны́х параметрах морфогенеза в настоящее время не позволяет сравнивать особенности растений разных зон. Пока можно лишь в самых общих чертах наметить схему периодичности роста и морфогенеза, которая, без сомнения, будет корректироваться при конкретных исследованиях растений разных таксонов и зон.

В бессезонном влажнотропическом климате побегообразование и морфогенез — процессы периодические, повторяющиеся несколько раз в течение года, за морфогенезом следует рост (Kozlowski, Clausen, 1966). В сезонном климате умеренной области побеги развертываются 1 раз в году, морфогенез периодически повторяющийся (от 2 до 3—4 раз), заложение листьев обычно продолжается и после того, как рост закончился. Периоды морфогенеза и роста иногда чередуются, но чаще разделены во времени. Заложенные в разные годы единицы морфогенеза принимают разное участие в сложении годичных побегов текущего года. Эти побеги преформированные и гетерофилльные. У растений гипоарктических и арктических тундр за 1 периодом морфогенеза, который продолжается около 30—40 сут, следует 1 период роста; побеги только преформированные. Интересно,

что, несмотря на значительные различия в продолжительности и периодичности процессов роста и морфогенеза, у растений разных зон продолжительность 1 периода ЗЛ одинакова — от 2 до 4 нед.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аврорин Н. А., Качурин М. Х., Коровкин А. А. Материалы по растительности Хибинских гор // Тр. СОПС. Сер. Кольская М.; Л., 1936. Вып. 11. С. 1—93. — *Василевская В. К.* Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад: Изд-во АН ТуркмССР, 1954. 183 с. — *Климатический* атлас СССР. Ч. I. М.: Гидрометеоиздат, 1960. 181 с. — *Крамер Пол Д., Козловский Теодор Т.* Физиология древесных растений. М.: Изд-во Лесная пром-ть, 1983. 464 с. — *Мишкин Б. А.* Флора Хибинских гор, ее анализ и история. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 114 с. — *Серебрякова Т. И.* Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 360 с. — *Тяк Г. В.* Развитие побегов *Oxycoccus palustris* (*Ericaceae*) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 12. С. 1646—1651. — *Флора* Ленинградской области. Вып. 4. Л.: Изд-во ЛГУ, 1965. 360 с. — *Флора* Северо-Востока европейской части СССР. Вып. IV. Л.: Наука, 1977. 312 с. — *Фокина А. Г., Новицкая В. И.* К биологии линнеи северной // Онтогенез травянистых поликарпических растений. Свердловск: Изд-во Уральск. гос. ун-та, 1980. С. 85—90. — *Шилова Н. В.* Заложение зачатков листьев на верхушке вегетативных побегов у некоторых видов камнеломок (*Saxifraga* L.) острова Врангеля // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 5. С. 644—651. — *Шилова Н. В.* О внутрипочечном развитии побегов травянистых многолетних растений острова Врангеля // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 3. С. 351—362. — *Шилова Н. В.* Анатомическое строение верхушки побега розеточных видов *Claytonia* L. (*Portulacaceae*) Северо-Востока СССР // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 4. С. 560—572. — *Шилова Н. В.* Ритмы роста и пути структурной адаптации тундровых растений. Л.: Наука, 1988. 212 с. — *Шилова Н. В.* О заложении и росте листьев у некоторых растений Полярного Урала // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 10. С. 1376—1386. — *Bond T. E. T.* Studies in the vegetative growth and anatomy of the Tea plant (*Camelia thea* Link.) with special reference to the phloem. I, II // Ann. Bot. (N. S.). 1942. Vol. 6. N 24. P. 607—630; 1945. Vol. 9. N 34. P. 183—216. — *Borchert R.* Unusual growth pattern in a tropical tree, *Oreopanax* (*Araliaceae*) // Am. J. Bot. 1969. Vol. 56. N 9. P. 1033—1041. — *Critchfield W. B.* Leaf dimorphism in *Populus trichocarpa* // Am. J. Bot. 1960. Vol. 47. N 8. P. 699—711. — *Foster A. S.* Salient features of the problem of budscale morphology // Biol. Rev. 1928. Vol. 3. N 2. P. 123—164. — *Greathouse D. S., Laetsch W. M., Phinney B. O.* The shoot growth rhythm of a tropical tree *Theobroma cacao* // Am. J. Bot. 1971. Vol. 58. N 4. P. 281—286. — *Hallé F., Martin R.* Étude de la croissance rhythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg. Euphorbiacées — Crotonoidées) // Adansonia. 1968. T. 8. Fasc. 4. P. 475—503. — *Hallé F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B.* Tropical trees and forests. An architectural analysis. Berlin; Heidelberg; N.Y.: Springer-Verlag, 1978. 441 p. — *Koriba K.* On the periodicity of tree growth in the tropics, with reference to the mode of branching, the leaf fall and the formation of resting bud // Garden's Bull. Singapore, 1958. Vol. 17. Pt 1. P. 11—81. — *Kozlowski T. T., Clausen J. J.* Shoot growth characteristics of heterophyllous woody plants // Can. J. Bot. 1966. Vol. 44. N 6. P. 827—843. — *Lavarenne-Allary S.* Recherches sur la croissance des bourgeons de chêne et de quelques autres espèces ligneuses // Ann. Sci. Forest. 1965. Vol. 22. N 1. P. 1—203. — *Purohit A. N., Nanda K. K.* Morphophysiological studies on the shoot apex. 1. Recurrent growth flushes and their relationship with structural changes in the growing apex of *Callistemon viminalis* // Can. J. Bot. 1968. Vol. 46. N. 10. P. 1287—1295. — *Ritterbusch A.* Wachstum und Entwicklung als Begriffe der Morphologie // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1982. Bd 95. S. 127—131. — *Ritterbusch A.* The measure of biological age in plant modular systems // Acta Biotheoretica. 1990. Vol. 38. N 2. P. 113—124. — *Schüepp O.* Über periodische Formbildung bei Pflanzen // Biol. Rev. 1938. Bd. 13. S. 59—92. — *Tomlinson P. B.* Change and design in the construction of plants. Axioms and principles of plant construction // Proc. Int. Bot. Congr. Australia, Sydney, 1982. P. 162—183.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 VII 1992

SUMMARY

Seasonal growth and the apical meristem activity, that is leaf initiation within the buds, in boreal dwarf shrubs *Oxycoccus palustris, O. microcarpus, Andromeda polifolia* (*Ericaceae*), *Linnaea borealis* (*Caprifoliaceae*) in south taiga (Leningrad region) and in north taiga (Chibin mountains) have been studied. It has been shown that the growth in plants of south taiga population lasts 1.0—1.5 months, the meristem activity (organogenesis during summer) 2.0—2.5 months; organogenesis includes 3—4 periods of leaf initiation from 1 to 3 weeks each; duration of pauses — 1—3 weeks; leaf plastochron usually being 3—3.5 days. Long year shoots are heterophyllous; they are characterized by 2 generations of leaf primordia: some of them belong to leaf primordia which initiate and grow in the same summer; others are initiated and form buds in previous growing season. Thus long shoots are distinguishes by fixed and undetermined growth. Plants of northern taiga population differ by shorter growth period. They have 2—3 periods of leaf initiation and these periods are shorter, which results in shorter period of the initiation of next seasons shoots. The number of leaves on long shoots corresponds to the number of leaf primordia initiated in buds during the preceding growing season. Therefore there is not much difference in the structure of long and short shoots in nothern taiga plants.

УДК 581.9 (235.33)

Н. А. Секретарева

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФЛОР ОКРЕСТНОСТЕЙ БУХТЫ ПЕНКИГНЕЙ И БЛИЗЛЕЖАЩИХ ТЕРРИТОРИЙ (ЧУКОТСКИЙ ПОЛУОСТРОВ)

N. A. SEKRETAREVA. COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF THE FLORAS IN THE VICINITY OF THE PENKIGNEY BAY AND THE NEIGHBOURING TERRITORIES (CHUKOTKA PENINSULA)

Проведено сравнение трех локальных флор окр. бухты Пенкигней с флорами близлежащих территорий на южном побережье Чукотского п-ова. Наибольшее сходство наблюдается между флорами окрестностей бухты, тогда как их сходство с флорами побережья значительно ниже. Однако по соотношению широтных и долготных географических элементов все эти флоры очень сходны, несмотря на различия в растительности, и относятся к умеренноарктическим амфиберингийским флорам (их восточночукотскому варианту). Сделано предположение, что локальные флоры р. Песцовой и кутовой части бухты принадлежат к одной конкретной флоре (КФ), имеющей бóльшую площадь выявления, чем требуется для стандартного обследования КФ по А. И. Толмачеву в Арктике, что отвечает условиям среднегорных территорий.

Бухта Пенкигней, представляющая собой один из крупных фиордов в юго-восточной части Чукотского п-ова (в 50 км к северу от пос. Провидения), давно привлекала внимание ботаников. Она неоднократно посещалась сотрудниками лаборатории растительности Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН РАН: в 1970 г. Б. А. Юрцев и Ю. П. Кожевников обследовали северное побережье бухты в районе р. Уккенивеем (Юрцев и др., 1972); в 1976 г. в глубину бухты совершили вездеходный маршрут из пос. Янракыннот Б. А. Юрцев и В. Н. Акиничев (Юрцев и др., 1978); в 1978 г. в устье р. Песцовой работал А. Е. Катенин (1980); наконец, в 1984 г. в кутовой части бухты нами были продолжены наряду с геоботаническими и флористические исследования (Секретарева, 1986). Характеристика природных условий основных растительных сообществ, данная Катениным (1980) для устья р. Песцовой, во многом действительна и для района наших работ.

В целом для бухты Пенкигней характерны заросли ольховников на склонах сопок, ивняков в долинах рек и ручьев, пышное развитие сообществ с доминированием мезофильных трав — лугов и луговинных тундр (рис. 1). Именно поэтому во флоре бухты Пенкигней обильно представлены бореальные, арктобореальные и особенно гипоарктические виды, хотя они и не составляют во флоре абсолютного большинства (табл. 1). Общий облик растительности бухты заметно отличается от такового близлежащих территорий южной и юго-восточной частей Чукотского п-ова, открытых морским ветрам, прежде всего присутствием кустарниковых сообществ на склонах сопок и в межгорных понижениях. В связи с этим сравнение флор контрастных по своей растительности территорий, какими являются окрестности бухты Пенкигней и поселков Провидения и Сиреники, расположенных соответственно в 50 и 100 км южнее и юго-западнее этой бухты (рис. 2), представляет определенный интерес.



Рис. 1. Бухта Пенкигней.

На склонах сопок видны заросли ольховника, на их шлейфах по ручьям тянутся ивняки.

Для сравнения нами были взяты три флоры территорий, расположенных в окр. бухты Пенкигней (флоры рек Уккенивеем, Песцовой и кутовой части бухты), и две флоры на побережье (поселки Провидения и Сиреники) (табл. 1). Мы воздерживаемся от придания данным флорам статуса конкретных флор (КФ), так как считаем, что при изучении флор данных территорий имели дело лишь с пробой их флористической ситуации или «пробой флоры» по Б. А. Юрцеву (1975). Вслед за Ю. Р. Шеляг-Сосонко (1980) эти флоры обследованных территорий мы будем называть локальными флорами (ЛФ).[1]

Во флоре окр. бухты Пенкигней насчитывается 411 видов, при этом мы допускаем, что эта флора выявлена не полностью. В отдельных ЛФ окрестностей бухты содержится: в ЛФ-1 — 330, в ЛФ-2 — 318, в ЛФ-3 — 341 таксон. Это достаточно богатые ЛФ Чукотского п-ова и одни из богатых умеренноарктических флор Арктики в целом. ЛФ побережья значительно беднее: в ЛФ-4 — 271, в ЛФ-5 — 243 таксона. Разница между самой богатой и самой бедной флорами составляет 102 таксона.

Анализ показал, что из 439 видов сосудистых растений, приведенных в табл. 1, только в окр. бухты Пенкигней отмечено 136 видов (31%). Значительную часть этих видов составляют бореальные и арктобореальные виды (*Cystopteris montana*, *Alnus fruticosa*, *Moehringia lateriflora*, *Ranunculus monophyllus*, *Ribes triste*, *Geranium erianthum*, *Trientalis europaea* и др.), отсутствующие на побережье. Немалый процент здесь приходится на кальцефильные виды (*Puccinellia wrightii*, *Carex hepburnii*, *C. atrofusca*, *Anemone parviflora*, *Lesquerella arctica*, *Potentilla biflora*, *Dryas integrifolia*, *Hedysarum mackenzii*, *Antennaria compacta*, *Artemisia*

---

[1] Данные по этим ЛФ ранее не были опубликованы в печати. ЛФ-3 и ЛФ-5 приводятся по материалам автора, ЛФ-1 — по полевым гербарным материалам Б. А. Юрцева, ЛФ-2 — по материалам А. Е. Катенина (которым автор выражает свою благодарность) с корректировкой автора по последним обработкам «Арктической флоры СССР»; ЛФ-4 представляет собой сводный список видов, составленный за многие годы исследований в этом районе многими коллекторами с учетом новейших данных.

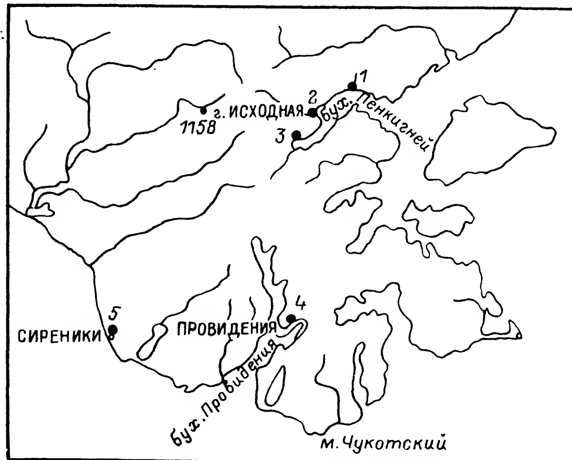


Рис. 2. Расположение локальных флор в бухте Пенкигней и на побережье в южной части Чукотского п-ова.

1 — р. Уккенивеем, *2* — р. Песцовая, *3* — кутовая часть бухты, *4* — пос. Провидения, *5* — пос. Сиреники.

senjavinensis, *Senecio kjellmanii* и др.), поскольку в бухте Пенкигней имеются выходы карбонатных пород, отсутствующие в окрестностях поселков Провидения и Сиреники. В окр. бухты Пенкигней были найдены и редкие виды, впервые отмеченные на Чукотке (Юрцев и др., 1972; Катенин, 1980; Секретарева, 1986): *Arenaria longipedunculata*, *Populus balsamifera*, *Viburnum edule*, *Gymnocarpium*×*intermedium*, *Botrychium boreale*. В то же время на побережье было отмечено только 28 видов (6.4%), которые не были встречены во флорах окр. бухты Пенкигней, с большинстве своем это арктические и арктоальпийские виды: *Alopecurus alpinus* subsp. *borealis*, *Arctophila fulva*, *Dupontia fisheri*, *Poa alpigena*, *Carex holostoma*, *Cerastium beeringianum* subsp. *bialynickii*, *Anemone sibirica*, *Beckwithia chamissonis*, *Ranunculus turneri* и др.

Таким образом, можно сделать вывод, что большее богатство флор окр. бухты Пенкигней формируется за счет бореальных и кальцефильных видов.

Для количественного сравнения ЛФ мы использовали относительные меры сходства данных флор («коэффициент общности Жаккара») и меры включения их друг в друга, что отражено в табл. 2 и 3. Сходство данных флор по Жаккару, как показал анализ, колеблется от 54.9 до 74.3% (табл. 2). Наибольшее сходство наблюдается, с одной стороны, между флорами окр. бухты Пенкигней, с другой — между флорами побережий; наименьшее сходство имеют флоры окрестностей бухты с флорами побережий. Поэтому при достаточно высоком включении всех флор друг в друга (табл. 3) флоры, расположенные на побережье, имеют большее включение во флоры окрестностей бухты, чем последние в первые.

При сравнении данных ЛФ по соотношению широтных и долготных географических элементов выявлено их значительное сходство (табл. 4).[2]

Для всех пяти ЛФ можно отметить, что группа арктических и арктоальпийских видов преобладает над группой гипоарктических и бореальных видов (неарктическая фракция). Так, первая группа составляет от 58.8 до 65.3%, а вторая — от 34.7 до 41.2%. При этом доля собственно бореальных видов в ЛФ окр. бухты Пенкигней выше, чем в ЛФ поселков Провидения и Сиреники, что можно объяснить менее суровыми климатическими условиями этих территорий.

[2] Отнесение видов к долготным и широтным географическим группам проведено по «Обзору географического распространения . . .» (Юрцев и др., 1979) с некоторой корректировкой автора по другим источникам.

ТАБЛИЦА 1

Список сосудистых растений окр. бухты Пенкигней и близлежащих территорий на южном побережье Чукотского п-ова

Виды	Локальные флоры					Географические группы	
	1	2	3	4	5		
	р. Уккенивеем	р. Песцовая	кутовая часть бухты Пенкигней	пос. Провидения	пос. Сиреники	долготные	широтные
Woodsia alpina (Bolt.) S. F. Gray	+	—	—	—	—	Ц	ГА-М
W. glabella R. Br.	+	+	+	+	—	Ц	ГА-М
W. ilvensis (L.) R. Br.	+	+	+	—	+	Ц	ГА-М
Cystopteris dickieana R. Sim	+	+	+	—	+	Ц	ГА-М
C. fragilis (L.) Bernh.	—	+	+	+	+	Ц	АБ-М
C. montana (Lam.) Desv.	+	+	+	—	—	Ц(АО)	Б-М
Gymnocarpium × *intermedium* Sarvela	—	—	+	—	—	Ц	Б-М
Dryopteris fragrans (L.) Schott	+	+	+	+	+	п. Ц	ГА-М
Cryptogramma stelleri (S. G. Gmel.) Prantl	+	—	—	—	—	С-А	ГА-М
Botrychium boreale Milde	—	—	+	—	—	Ц	ГА
B. lunaria (L.) Sw.	+	+	+	—	—	Ц(АО)	АБ
Equisetum arvense L. subsp. boreale (Bong.) Tolm.	+	+	+	+	+	Ц	ГА
E. pratense L.	+	+	+	—	—	Ц(АО)	Б
E. scirpoides Michx.	+	+	+	+	+	Ц	АБ
E. variegatum Schleich. ex Web. et Mohr	+	+	+	+	+	Ц	ГА-М
Diphasiastrum alpinum (L.) Holub	—	+	+	+	+	Ц(АО)	АЛ
Lycopodium dubium Zoega	—	+	+	+	+	Ц	ГА-М
L. lagopus (Laest.) Zinserl. ex Kuzen.	—	—	+	+	—	Ц(АО)	ГА-М
Huperzia arctica (Tolm.) Sipl.	+	+	+	+	+	Ц	МА
Selaginella selaginoides (L.) Link	+	—	—	—	—	Ц(АО)	ГА-М
S. sibirica (Milde) Hieron.	+	+	+	+	+	ВС-ЗА	АБ-М
Zostera angustifolia (Hornem.) Reichenb.	—	+	—	—	—	АО	Б
Triglochin palustre L.	—	+	+	—	—	Ц	АБ
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.	+	+	+	+	+	Ц	АЛ
H. odorata (L.) Beauv. subsp. *arctica* (C. Presl) Tzvel.	+	—	+	—	—	Ц	АБ
Alopecurus alpinus Smith subsp. *borealis* (Trin.) Jurtz.	—	—	—	+	—	п. Ц	АЛ
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal	+	+	+	+	+	С-ЗА	ГА-М
A. latifolia (R. Br.) Griseb.	+	+	+	+	+	Ц	МА
Agrostis vinealis Schreb. subsp. *kudoi* (Honda) Tzvel.	+	+	+	—	+	ВС-ЗА	ГА-М
Calamagrostis arctica Vasey	+	—	+	+	—	Ч-ЗА	МА
C. deschampsioides Trin.	+	+	+	+	+	п. Ц	А
C. holmii Lange	+	+	—	—	+	С-ЗА	МА
C. langsdorffii (Link) Trin.	+	+	+	—	—	Ц	Б
C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm.	+	+	+	+	—	п. Ц	ГА-М
C. purpurascens R. Br.	+	+	+	—	—	ВС-А	ГА
C. purpurea (Trin.) Trin.	+	+	+	+	+	Е-ЗА	АБ
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.	—	+	+	+	—	С-А	А
D. komarovii V. Vassil.	—	—	—	—	+	О-Ч	ГА
D. sukatschewii (Popl.) Roshev.	+	+	+	+	+	Е-ЗА	АБ
Trisetum molle Kunth	—	+	+	—	—	ВС-А	Б
T. spicatum (L.) K. Richt.	+	+	+	+	+	Ц	МА
Poa alpigena (Blytt) Lindm.	—	—	—	+	+	Ц	МА
P. arctica R. Br.	+	+	+	+	+	Ц	МА
P. glauca Vahl	+	+	+	+	+	Ц	ГА-М
P. malacantha Kom.	+	+	+	+	+	Ч-ЗА	МА
P. paucispicula Scribn. et Merr.	—	+	+	+	+	ВС-ЗА	МА
P. pratense L.	—	+	+	+	—	Ц	Б
P. pseudoabbreviata Roshev.	+	—	+	+	+	ВС-ЗА	АЛ

Виды	Локальные флоры: 1 р. Уккенивеем	2 р. Песцовая	3 кутовая часть бухты Пенкигней	4 пос. Провидения	5 пос. Сиреники	Географические группы: долготные	широтные
Dupontia fisheri R. Br.	—	—	—	+	—	Ц	А
D. psilosantha Rupr.	+	+	+	+	+	Ц	А
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	—	—	—	—	+	Ц	А
Phippsia algida (Soland.) R. Br.	+	+	+	+	+	Ц	МА
Puccinellia phryganodes (Trin.) Scribn. et Merr.	+	+	+	+	—	Ц	А
P. tenella (Lange) Holmb. subsp. *tenella*	+	+	+	+	+	Е	А
P. tenella subsp. *alaskana* (Scribn. et Merr.) Tzvel.	—	—	—	+	—	Ч-ЗА	ГА
P. wrightii (Scribn. et Merr.) Tzvel.	+	—	+	—	—	Ч-ЗА	А
Festuca altaica Trin.	+	+	+	+	+	ВС-ЗА	ГА-М
F. brachyphylla Schult. et Schult. fil.	+	+	+	+	+	Ц	АЛ
F. brevissima Jurtz.	+	+	+	+	+	Ч-ЗА	А
F. hyperborea Holmen ex Frederiksen	+	+	—	+	+	Ч-А-Ев	МА
F. rubra L. subsp. *arctica* (Hack.) Govor.	—	—	—	+	—	Ц	ГА-М
F. viviparoidea Krajina ex Pavlick	+	+	+	+	+	п. Ц	А
Bromopsis pumpelliana (Scribn.) Holub subsp. *pumpelliana*	+	+	+	—	—	С-ЗА	АБ
B. pumpelliana subsp. *arctica* (Schear) Tzvel.	+	+	+	—	—	ВС-ЗА	МА
Elymus kronokensis (Kom.) Tzvel.	+	+	—	+	—	Е-ЗА	ГА-М
E. vassiljevii Czer.	—	+	—	—	—	ВС	МА
Leymus interior (Hult.) Tzvel.	+	+	+	+	+	ВС	ГА
L. villosissimus (Scribn.) Tzvel.	+	+	+	+	+	О-Ч-А	ГА
Eriophorum brachyantherum Trautv. et C. A. Mey.	+	—	—	—	—	Ц	ГА-М
E. callitrix Cham. ex C. A. Mey.	+	—	—	+	+	С-А	МА
E. medium Anderss.	+	+	+	+	—	Ц	ГА
E. polystachion L.	+	+	+	+	+	Ц	АБ
E. russeolum Fries	+	+	+	+	+	Ц	ГА
E. scheuchzeri Hoppe	+	+	+	+	+	Ц	АЛ
E. triste (Th. Fries) Hadač et A. Löve	+	+	+	—	—	Ц	А
E. vaginatum L.	+	—	+	+	+	Ц	ГА
Baeothryon cespitosum (L.) A. Dietr.	—	—	—	—	+	п. Ц	АЛ
Scirpus maximowiczii Clarke	—	—	+	—	—	ДВ	АЛ
Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol	+	+	+	—	+	Ц	АЛ
K. sibirica (Turcz. ex Ledeb.) Boeck.	+	+	—	—	—	С-А	АЛ
K. simpliciuscula (Wahlenb.) Mackenz. subsp. *subgolarctica* Egor.	+	—	+	—	—	п. Ц	АЛ
Carex atrofusca Schkuhr	+	+	+	—	—	Ц	АЛ
C. bicolor All.	+	—	—	—	—	п. Ц	АЛ
C. concolor R. Br. (*C. stans* Drej.)	+	+	+	+	+	Ц	МА
C. eleusinoides Turcz. ex Kunth	—	—	+	—	+	ВС-ЗА	ГА-М
C. fuscidula V. Krecz. ex Egor.	+	+	+	+	+	С-А	ГА-М
C. glacialis Mackenz.	+	+	—	—	—	Ц	МА
C. glareosa Wahlenb.	+	+	+	+	+	Ц	ГА
C. gmelinii Hook. et Arn.	+	—	+	—	+	ДВ-ЗА	Б
C. gynocrates Wormsk.	+	+	+	—	—	ВС-А	АБ
C. hepburnii Boott	+	+	+	—	—	Ч-А-Ев	А
C. holostoma Drej.	—	—	—	—	+	Ц	МА
C. krausei Boeck. s. l.	+	—	—	—	—	С-А	АЛ
C. lugens H. T. Holm	+	+	+	+	+	ВС-ЗА	ГА
C. macrogyna Turcz. ex Steud.	+	—	—	—	—	ВС	АЛ
C. melanocarpa Cham. ex Trautv.	+	—	+	—	—	С	ГА-М
C. membranacea Hook.	+	+	+	+	+	Ч-А	А
C. misandra R. Br.	+	+	+	+	+	Ц	МА

Виды	Локальные флоры: 1 р. Уккенивеем	2 р. Песцовая	3 кутовая часть бухты Пенкигней	4 пос. Провидения	5 пос. Сиреники	Географические группы: долготные	широтные
C. nesophila H. T. Holm	+	+	+	+	+	Ч-ЗА	МА
C. norvegica Retz.	—	—	+	—	—	Ц	ГА-М
C. podocarpa R. Br.	+	+	+	+	+	ВС-ЗА	ГА-М
C. ramenskii Kom.	—	—	+	—	—	О-Ч-ЗА	АБ
C. rariflora (Wahlenb.) Smith	+	+	+	+	+	Ц	МА
C. rotundata Wahlenb.	—	+	—	+	+	п. Ц	ГА-М
C. rupestris All.	+	+	+	+	+	Ц	АЛ
C. saxatilis L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela	—	+	+	+	+	С-А	ГА-М
C. scirpoidea Michx.	—	+	+	+	+	Ч-А-Ев	ГА
C. subspathacea Wormsk. ex Hornem.	+	+	+	+	+	Ц	А
C. tripartita All.	+	+	+	+	+	Ц	АЛ
C. ursina Dew.	+	—	—	—	—	Ц	А
C. vaginata Tausch subsp. *quasivaginata* (Clarke) Malysch.	+	+	+	+	+	Ц	ГА-М
C. williamsii Britt.	—	—	+	—	—	С-А	ГА-М
Juncus albescens (Lange) Fern.	—	—	—	—	+	ВС-А	ГА-М
J. biglumis L.	+	+	+	+	+	Ц	АЛ
J. castaneus Smith	+	+	+	+	—	Ц	ГА-М
J. leucochlamys Zing. ex V. Krecz. var. *borealis* Tolm.	+	+	+	+	+	ВС-ЗА	ГА
J. triglumis L.	+	—	+	+	+	Ц	АЛ
Luzula beringensis Tolm.	+	+	+	+	+	Ч-ЗА	МА
L. confusa Lindb.	+	+	+	+	+	Ц	АЛ
L. multiflora (Retz.) Lej. subsp. *kjellmaniana* (Miyabe et Kudo) Tolm.	+	+	+	+	+	ВС-ЗА	АБ
L. nivalis (Laest.) Spreng.	+	+	+	+	+	Ц	МА
L. parviflora (Ehrh.) Desv. subsp. *melanocarpa* (Michx.) Tolm.	—	—	+	—	—	О-Ч-А	ГА-М
L. rufescens Fisch. ex E. Mey.	—	+	—	—	—	С-ЗА	Б
L. tundricola Gorodk.. ex V. Vassil.	+	+	+	+	+	С-ЗА	МА
L. unalaschkensis (Buchenau) Satake	+	—	+	+	+	О-Ч-ЗА	МА
L. wahlenbergii Rupr.	—	+	+	+	+	Ц	МА
Tofieldia coccinea Richards.	+	+	+	+	+	С-А	АЛ
T. pusilla (Michx.) Pers.	+	+	+	—	+	Ц	ГА-М
Veratrum oxysepalum Turz.	+	+	+	+	—	ВС-ЗА	АБ
Allium schoenoprasum L.	+	—	—	—	—	Ц	АБ
Lloydia serotina (L.) Reichenb.	+	+	+	+	+	С-ЗА	АЛ
Coeloglossum viride (L.) Hartm.	+	+	+	—	—	Ц	АБ
Populus balsamifera L.	—	+	—	—	—	Ч-А	Б
Salix alaxensis Cov.	+	+	+	—	+	ВС-А	ГА-М
S. arctica Pall. subsp. *arctica*	+	—	+	+	+	п. Ц	МА
S. arctica subsp. *crassijulis* (Trautv.) A. Skvorts.	—	+	—	+	—	О-Ч-ЗА	МА
S. chamissonis Anderss.	+	+	+	+	+	О-Ч-ЗА	МА
S. fuscescens Anderss.	+	+	+	+	+	ВС-А	АБ
S. glauca L.	+	+	+	+	+	Ц	ГА-М
S. hastata L.	+	+	+	—	—	Е-ЗА	АБ-М
S. lanata L. subsp. *richardsonii* (Hook.) A. Skvorts.	+	+	+	+	—	ВС-А	ГА
S. ovalifolia Trautv. subsp. *ovalifolia*	+	+	+	—	—	Ч-ЗА	А
S. ovalifolia subsp. *glacialis* (Anderss.) Jurtz. et Petrovsky	—	—	+	+	+	Ч-ЗА	А
S. phlebophylla Anderss.	+	+	+	+	+	Ч-ЗА	МА
S. polaris Wahlenb.	+	+	+	+	+	Е-ЗА	МА
S. pulchra Cham.	+	+	+	+	+	С-ЗА	ГА

Виды	Локальные флоры					Географические группы	
	1	2	3	4	5		
	р. Уккенивеем	р. Песцовая	кутовая часть бухты Пенкигней	пос. Провидения	пос. Сиреники	долгот-ные	широт-ные
S. reticulata L.	+	+	+	+	+	Ц	АЛ
S. rotundifolia Trautv.	+	+	+	+	—	Ч-ЗА	А
S. saxatilis Turcz. ex Ledeb.	—	+	+	—	—	ВС	ГА-М
S. sphenophylla A. Skvorts.	+	+	+	+	+	ВС-ЗА	МА
Betula exilis Sukacz.	+	+	+	+	+	ВС-ЗА	ГА
Alnus fruticosa Rupr.	+	+	+	—	—	ВЕ-С-ЗА	АБ-М
Oxyria digyna (L.) Hill	+	+	+	+	+	Ц	АЛ
Rumex arcticus Trautv.	+	+	+	+	+	С-ЗА	А
R. beringensis Jurtz. et Petrovsky	+	+	+	+	+	Ч-ЗА	А
Koenigia islandica L.	+	+	+	+	+	Ц	АЛ
Polygonum bistorta L. subsp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky	+	+	+	+	+	ВС-ЗА	МА
P. tripterocarpum A. Gray	+	+	+	+	+	ВС	ГА
P. viviparum L.	+	+	+	+	+	Ц	АЛ
Claytonia acutifolia Pall. ex Schult.	+	+	+	+	+	ВС	МА
C. arctica Adams	—	+	—	—	+	ВС	МА
C. eschscholtzii Cham. s. str.	+	+	+	—	—	Ч-ЗА	А
C. sarmentosa C. A. Mey.	—	+	—	+	—	О-Ч-ЗА	АЛ
C. tuberosa Pall. ex Schult.	—	—	+	—	—	ВС-ЗА	МА
Montia lamprosperma Cham.	+	+	+	+	+	АО	Б
Stellaria ciliatosepala Trautv.	+	+	+	+	+	С-А	ГА
S. crassifolia Ehrh.	+	—	—	+	+	Ц	АБ
S. edwardsii R. Br.	+	+	+	+	+	п. Ц	А
S. fischerana Ser.	—	—	+	—	—	ВС	ГА
S. humifusa Rottb.	+	+	+	+	+	Ц	АБ
S. laeta Richards.	—	+	+	—	—	Ч-А	МА
S. monantha Hult.	+	+	+	—	—	Ч-А	АЛ
S. peduncularis Bunge	—	+	+	—	—	Е	АБ-М
S. umbellata Turcz. ex Kar. et Kir.	+	+	—	—	—	ВС-ЗА	АЛ
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. subsp. *beeringianum*	+	+	+	+	+	С-А	ГА
C. beeringianum subsp. *bialynickii* (Tolm.) Tolm.	—	—	—	+	—	С-ЗА	А
C. jenisejense Hult.	+	+	+	+	+	Е-ЗА	ГА-М
C. regelii Ostenf.	+	—	—	+	—	С-ЗА	А
Sagina intermedia Fenzl	+	+	+	+	+	Ц	А
Minuartia arctica (Stev. et Ser.) Graebn.	+	+	+	+	+	С-ЗА	АЛ
M. biflora (L.) Schinz et Thell.	+	+	+	+	—	Ц	АЛ
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.	+	+	+	+	+	С-ЗА	МА
M. obtusiloba (Rydb.) Hause	—	+	+	+	+	Ч-ЗА	МА
M. rossii (R. Br.) Graebn. subsp. *rossii*	+	—	—	—	—	Ч-А-Ев	А
M. rossii subsp. *elegans* (Cham. et Schlecht.) Rebr.	+	+	+	—	—	Ч-ЗА	МА
M. rubella (Wahlenb.) Hiern	+	+	+	+	+	Ц	МА
M. verna (L.) Hiern	+	+	+	—	—	Е	ГА-М
Honckenya peploides (L.) Ehrh. subsp. *diffusa* (Hornem.) Hult.	+	+	+	+	+	Ц	А
Arenaria capillaris Poir.	—	—	—	—	+	ВС-ЗА	АЛ
A. longipedunculata Hult.	+	—	—	—	—	Ч-ЗА	МА
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl.	—	+	+	—	—	Ц	АБ
Wilhelmsia physodes (Ser.) McNeill	+	+	+	+	+	ВС-ЗА	ГА
Silene acaulis (L.) Jacq.	+	+	+	+	+	Ч-А-Ев	АЛ
S. stenophylla Ledeb.	+	+	+	+	+	ВС	МА

Виды	Локальные флоры 1 р. Уккенивеем	2 р. Песцовая	3 кутовая часть бухты Пенкигней	4 пос. Провидения	5 пос. Сиреники	Географические группы: долготные	широтные
Gastrolychnis affinis (J. Vahl ex Fries) Tolm. et Kozhan.	—	+	+	—	—	п. Ц	МА
G. apetala (L.) Tolm. et Kozhan.	+	+	+	+	—	п. Ц	АЛ
G. macrosperma (A. Pors.) Tolm. et Kozhan.	+	+	+	+	+	Ч-ЗА	МА
Caltha arctica R. Br.	+	+	+	+	—	С-ЗА	А
C. caespitosa Schipcz.	+	—	—	—	—	С	А
Delphinium chamissonis G. Pritz. ex Walp.	+	+	+	—	—	ВС-ЗА	МА
Aconitum delphinifolium DC. subsp. *delphinifolium*	—	+	+	—	—	Ч-ЗА	ГА
A. delphinifolium subsp. *paradoxum* (Reichenb.) Hult.	+	+	+	+	+	Ч-ЗА	МА
Anemone parviflora Michx.	+	+	+	—	—	Ч-А	ГА-М
A. richardsonii Hook.	+	+	+	+	+	ВС-А	ГА
A. sibirica L.	—	—	—	+	+	ВС-ЗА	АЛ
Beckwithia chamissonis (Schlecht.) Tolm.	—	—	—	+	+	Ч-ЗА	МА
Batrachium trichophyllum (Chaix) Bosch subsp. *lutulentum* (Perrier et Song.) Janch. ex Petrovsky	—	+	—	—	—	Ц	АЛ
Ranunculus affinis R. Br.	+	—	—	—	—	п. Ц	МА
R. grayi Britt.	+	+	+	+	—	ВС-ЗА	МА
R. hyperboreus Rottb.	+	—	+	+	+	Ц	А
R. lapponicus L.	—	+	—	+	—	Ц	АБ
R. monophyllus Ovcz.	+	+	—	—	—	ВА-Е	Б
R. nivalis L.	+	+	+	+	+	Ц	МА
R. pygmaeus Wahlenb.	+	+	+	+	+	Ц	МА
R. sulphureus C. J. Phipps	+	+	+	+	—	Ц	МА
R. tricrenatus (Rupr.) Jurtz. et Petrovsky	+	+	—	—	—	ВА-Е	А
R. turneri Greene	—	—	—	+	—	Ч-ЗА	А
Thalictrum alpinum L.	+	+	+	+	+	Ц	АЛ
Papaver detritophilum Petrovsky	—	+	+	+	+	Ч	А
P. hypsipetes Petrovsky	—	+	—	—	—	Ч	ГА
P. macounii Greene subsp. *discolor* (Hult.) Rändel	+	+	+	+	+	Ч-ЗА	МА
Corydalis arctica M. Pop.	—	+	+	+	—	ВС-ЗА	МА
Eutrema edwardsii R. Br.	+	+	+	+	+	Ц	АЛ
Braya aënea Bunge subsp. *pseudoaënea* Petrovsky	+	+	—	—	—	Ч	А
Descurainia sophioides (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz	—	—	—	+	—	С-ЗА	ГА
Ermania parryoides Cham. ex Botsch.	+	+	+	+	+	О-Ч	МА
Erysimum pallasii (Pursh) Fern.	+	—	—	—	—	С-А	ГА
Rorippa palustris (L.) Bess.	—	—	—	+	+	Ц	Б
Cardamine bellidifolia L.	+	+	+	+	+	Ц	АЛ
C. digitata Richards.	+	+	+	+	+	Ч-А	А
C. hyperborea O. E. Schulz	+	+	+	+	+	Ч-ЗА	А
C. microphylla Adams	+	—	+	+	—	ВС-ЗА	МА
C. pratensis L. subsp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz	+	+	+	+	+	Ц	ГА
C. sphenophylla Jurtz.	+	—	—	—	—	Ч	А
C. victoris N. Busch	+	+	+	+	+	О-Ч	МА
Arabis kamtschatica (Fisch.) Ledeb.	+	+	+	—	—	О-Ч-ЗА	ГА
Parrya nudicaulis (L.) Regel subsp. *nudicaulis*	+	+	—	+	+	Е-ЗА	АЛ
P. nudicaulis subsp. *septentrionalis* Hult.	+	+	+	—	—	ВС-ЗА	А
Lesquerella arctica (Wormsk. ex Hornem.) S. Wats.	+	+	—	—	—	С-А	МА

Виды	Локальные флоры					Географические группы	
	1	2	3	4	5		
	р. Уккенивеем	р. Песцовая	кутовая часть бухты Пенкигней	пос. Провидения	пос. Сиреники	долгот-ные	широт-ные
Draba alpina L.	+	—	+	—	—	Ц	АЛ
D. barbata Pohle	+	+	—	—	—	С-ЗА	МА
D. borealis DC.	+	—	—	—	—	ВС-ЗА	А
D. eshscholtzii Pohle ex N. Busch	+	—	—	—	—	С-ЗА	А
D. fladnizensis Wulf.	—	—	+	—	—	Ц	АЛ
D. hirta L.	+	+	+	+	+	Ц	ГА-М
D. juvenilis Kom.	+	+	+	+	+	ВС-ЗА	ГА
D. kamtschatica (Ledeb.) N. Busch	+	—	—	—	—	ВС-ЗА	МА
D. lactea Adams	+	—	—	+	—	Ц	МА
D. lonchocarpa Rydb.	+	—	—	—	—	ВС-ЗА	МА
D. macrocarpa Adams	+	+	—	—	—	п. Ц	А
D. nemorosa L.	—	—	—	+	+	Ц	Б
D. nivalis Liljebl.	+	+	+	+	+	п. Ц	МА
D. palanderiana Kjellm.	+	—	+	—	—	ВС-ЗА	А
D. parvisiliquosa Tolm.	—	—	+	—	—	С	МА
D. pilosa DC.	+	+	+	—	+	С-ЗА	А
D. pseudopilosa Pohle	+	—	+	+	—	С-ЗА	А
D. stenopetala Trautv.	—	—	+	+	—	О-Ч-ЗА	МА
D. subcapitata Simm.	+	—	+	—	—	п. Ц	А
Cochlearia arctica Schlecht. ex DC.	+	—	—	+	+	п. Ц	А
C. groenlandica L.	+	+	+	+	+	Ц	А
Rhodiola rosea L. subsp. *integrifolia* (Raf.) Petrovsky	+	+	+	+	+	О-Ч-ЗА	АБ-М
Saxifraga arctolitoralis Jurtz. et Petrovsky	—	+	+	+	—	Ч	А
S. bracteata D. Don	—	—	—	+	+	Ч-ЗА	АБ
S. calycina Sternb.	+	+	+	+	—	Ч-ЗА	МА
S. cernua L.	+	+	+	+	+	Ц	АЛ
S. cespitosa L.	—	+	+	—	—	Ц	АЛ
S. davurica Willd.	—	—	+	—	—	ВС	АЛ
S. eschscholtzii Shernb.	+	+	+	+	+	Ч-ЗА	А
S. foliolosa R. Br.	+	+	+	+	+	Ц	АЛ
S. funstonii (Small) Fedde	+	+	+	+	+	Ч-ЗА	МА
S. hieracifolia Waldst. et Kit. subsp. *hieracifolia*	—	—	+	—	—	Ц	АЛ
S. hieracifolia subsp. *longifolia* (Engl. et Irmscher) Jurtz. et Petrovsky	+	+	+	+	+	Ч-ЗА	А
S. hirculus L. s. l.	+	+	+	+	+	Ц	АБ
S. hyperborea R. Br.	+	+	+	+	+	Ц	АЛ
S. nelsoniana D. Don.	+	+	+	+	+	С-ЗА	МА
S. nivalis L.	+	+	+	+	+	Ц	АЛ
S. nudicaulis D. Don	—	+	—	+	+	Ч-ЗА	А
S. oppositifolia L. subsp. *smalliana* (Engl. et Irmsher) Hult.	+	+	+	+	—	Ч-А	МА
S. porsildiana (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky	+	+	+	+	+	Ч-ЗА	МА
S. serpyllifolia Pursh	—	+	+	+	—	ВС-ЗА	МА
S. setigera Pursh	+	—	+	—	—	ВС-ЗА	АЛ
S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith	+	—	+	+	—	Ц	АЛ
Chrysosplenium tetrandrum (Lund. ex Malmgr.) Th. Fries	+	+	+	+	+	Ц	МА
C. wrightii Franch. et Sav.	—	—	+	+	—	Ч-ЗА	МА
Parnassia kotzebuei Cham. et Schlecht.	+	+	+	+	+	Ч-А	МА
P. palustris L. subsp. *neogaea* (Fern.) Hult.	+	+	+	—	—	Ц	АЛ
Ribes triste Pall.	+	+	+	—	—	ВС-А	АБ-М
Spiraea beauverdiana Schneid.	+	+	+	+	+	Ч-ЗА	ГА-М

Виды	Локальные флоры: 1 р. Уккенивеем	2 р. Песцовая	3 кутовая часть бухты Пенкигней	4 пос. Провидения	5 пос. Сиреники	Географические группы: долготные	широтные
Rubus arcticus L.	+	+	+	+	+	Е-ЗА	АБ
R. chamaemorus L.	+	+	+	+	+	Ц	ГА
Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz	+	+	+	—	—	п. Ц	АБ-М
Comarum palustre L.	—	+	+	—	+	Ц	АБ
Potentilla arenosa (Turcz.) Juz.	+	+	—	—	—	С-ЗА	АБ
P. biflora Willd. ex Schlecht.	+	+	+	—	—	С-ЗА	АЛ
P. crebridens Juz. subsp. *hemicryophila* Jurtz.	—	+	+	—	+	ВС-ЗА	ГА-М
P. egedii Wormsk.	+	+	+	+	+	ВС-А	ГА
P. elegans Cham. et Schlecht.	+	—	+	+	+	ВС-ЗА	АЛ
P. fragiformis Willd. ex Schlecht.	+	—	—	+	+	О-Ч	АБ
P. × *gorodkovii* Jurtz.	+	—	+	—	—	ВС-ЗА	МА
P. hyparctica Malte subsp. *hyparctica*	+	+	+	+	+	Ц	МА
P. hyparctica subsp. *nivicola* Jurtz. et Petrovsky	—	+	+	+	+	О-Ч	МА
P. nivea L. subsp. *mischkinii* (Juz.) Jurtz.	+	—	—	—	—	Е	АЛ
P. subvahliana Jurtz.	+	—	+	—	—	Ч-А	А
P. villosula Jurtz.	+	+	+	+	+	Ч-ЗА	А
Sibbaldia procumbens L.	—	—	+	+	—	п. Ц(АО)	АЛ
Acomastylis rossii (R. Br.) Greene	+	+	+	+	—	О-Ч-А	МА
Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle	+	+	+	+	—	С-ЗА	МА
Dryas ajanensis Juz. subsp. *beringensis* Jurtz.	+	+	+	+	+	Ч-ЗА	А
D. chamissonis Spreng. ex Juz.	+	+	+	—	—	Ч-ЗА	А
D. incisa Juz.	+	+	+	+	—	ВС-ЗА	АЛ
D. integrifolia M. Vahl	+	+	+	—	—	Ч-А	МА
D. punctata Juz. subsp. *alaskensis* (Pors.) Jurtz.	+	+	+	+	+	Ч-ЗА	МА
D. punctata Juz. subsp. *punctata*	+	+	+	+	—	п. Ц	АЛ
Astragalus alpinus L.	+	+	+	+	+	п. Ц	АЛ
A. schelichovii Turcz.	—	+	+	—	—	ВС	Б
A. tugarinovii Basil.	+	—	+	—	+	ВС-ЗА	ГА
A. umbellatus Bunge	+	—	—	+	+	С-ЗА	МА
Oxytropis borealis DC.	+	+	+	—	+	Ч-ЗА	А
O. czukotica Jurtz.	+	+	+	+	+	О-Ч	МА
O. deflexa (Pall.) DC. subsp. *dezhnevii* Jurtz.	+	—	—	—	—	Ч	А
O. gorodkovii Jurtz.	+	+	+	—	+	Ч-ЗА	А
O. leucantha (Pall.) Bunge subsp. *tschukotcensis* Jurtz.	—	+	+	—	—	ВС	ГА
O. maydelliana Trautv.	+	+	+	+	+	Ч-А	МА
O. mertensiana Turcz.	—	—	—	—	+	С-ЗА	МА
O. semiglobosa Jurtz.	+	+	—	—	—	О-Ч	МА
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell. subsp. *tschuktschorum* Jurtz.	+	+	+	+	+	Ч-ЗА	МА
H. mackenzii Richards.	+	+	—	—	—	Ч-А	АБ-М
Lathyrus japonicus Willd. subsp. *pubescens* Korobkov	+	+	—	—	+	АО	ГА
Geranium erianthum DC.	—	+	+	—	—	ВС-ЗА	Б
Empetrum sibiricum V. Vassil.	—	—	+	+	—	ВС-ЗА	Б
E. subholarcticum V. Vassil.	+	+	+	+	+	Е-ЗА	ГА-М
Viola epipsiloides A. Löve et D. Löve	+	+	+	+	+	п. Ц	АБ
Epilobium alpinum L.	+	—	+	—	—	Ц(АО)	АЛ
E. davuricum Fisch.	—	+	+	+	—	Ц	ГА-М
E. hornemannii Reichenb.	+	—	+	—	—	АО	ГА-М
E. palustre L.	+	—	+	—	—	Ц	АБ
Chamerion angustifolium (L.) Holub	+	+	+	—	+	Ц	АБ-М
C. latifolium (L.) Holub	+	+	+	+	+	Ц	ГА-М
Hippuris vulgaris L.	+	—	—	—	—	Ц	АБ

Виды	Локальные флоры 1 р. Уккенивеем	2 р. Песцовая	3 кутовая часть бухты Пенкигней	4 пос. Провидения	5 пос. Сиреники	Географические группы: долготные	широтные
Angelica gmelinii (DC.) M. Pimen	+	+	+	+	+	ДВ-А	АБ
Chamaepericlymenum suecicum (L.) Graebn.	+	—	+	+	+	АО	ГА
Pyrola minor L.	+	—	+	+	—	п. Ц(АО)	Б
P. rotundifolia L. s. l.	+	+	+	+	+	Ц	АБ-М
Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz.	+	+	—	—	—	ВЕ-С-А	АБ
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.	+	+	+	+	+	ВЕ-С-А	ГА-М
Rhododendron camtschaticum Pall.	+	+	+	+	+	О-Ч-ЗА	МА
Loiseleuria procumbens (L.) Desv.	+	+	+	+	+	п. Ц.	АЛ
Phyllodoce caerulea (L.) Bab.	+	+	+	+	+	п. Ц(АО)	АЛ
Cassiope tetragona (L.) D. Don.	+	+	+	+	+	Ц	МА
Andromeda polifolia L. subsp. *pumila* V. Vinogr.	+	+	+	+	+	Е-ЗА	ГА-М
Arctous alpina (L.) Nied.	+	+	+	+	+	Ц	ГА-М
A. erythrocarpa Small	+	+	+	—	—	ВС-А	АБ-М
Vaccinium uliginosum L. subsp. *uliginosum*	—	—	+	—	—	Ц	Б
V. uliginosum subsp. *microphyllum* (Lange) Tolm.	+	+	+	+	+	Ц	ГА-М
V. vitis-idaea L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult.	+	+	+	+	+	Ц	ГА-М
Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai	+	+	+	+	+	ВС-ЗА	АЛ
Primula borealis Duby	+	+	+	+	—	ВС-ЗА	МА
P. egaliksensis Wormsk.	+	—	—	—	—	Ч-А	ГА
P. tschuktschorum Kjellm.	+	+	+	+	+	Ч-ЗА	МА
Androsace chamaejasme Wulfen subsp. *arctisibirica* Korobkov	+	+	+	—	+	С-ЗА	МА
A. ochotensis Willd. ex Roem. et Schult.	+	+	+	+	+	О-Ч-ЗА	МА
A. septentrionalis L.	+	+	—	—	—	Ц	АБ-М
Trienthalis europaea L.	—	+	+	—	—	Е-ЗА	Б
Dodecatheon frigidum Cham. et Schlecht.	+	+	+	+	+	Ч-ЗА	МА
Armeria maritima (Miller) Willd.	+	+	+	—	—	Ц	АЛ
Gentiana algida Pall.	+	+	+	+	+	ВС-ЗА	АЛ
G. glauca Pall.	+	+	+	+	+	О-Ч-ЗА	МА
G. prostrata Haenke	+	+	+	—	—	п. Ц	АЛ
Gentianella auriculata (Pall.) Gillett	—	—	—	+	—	О-Ч	ГА
G. propinqua (Richards.) Gillett	+	+	+	—	—	Ч-А	ГА-М
Comastoma tenellum (Rottb.) Toyokuni	+	—	+	+	—	Ц	АЛ
Polemonium acutifolium Willd. ex Roem. et Schult.	+	+	+	+	+	Е-ЗА	ГА
P. boreale Adams	+	+	—	—	—	п. Ц	ГА-М
P. campanulatum (Th. Fries) Lindb. f.	—	+	+	—	—	Е	Б
Mertensia maritima (L.) S. F. Gray	+	+	+	+	+	АО	ГА
Myosotis alpestris F. W. Schmidt subsp. *asiatica* Vestergr. ex Hult.	+	—	—	—	—	Е-ЗА	АЛ
Eritrichium aretioides (Cham.) DC.	+	+	+	—	—	Ч-ЗА	МА
E. villosum (Ledeb.) Bunge	+	+	+	+	—	Е	АЛ
Lagotis glauca Gaertn. subsp. minor (Willd.) Hult.	—	+	+	+	+	Е-ЗА	МА
Pedicularis capitata Adams	+	+	+	+	+	С-А	МА
P. labradorica Wirsing	—	+	+	—	+	С-А	ГА-М
P. lanata Willd. ex Cham. et Schlecht.	+	+	+	+	+	Ч-А	МА
P. langsdorffii Fisch. ex Stev.	+	+	+	+	+	Ч-А	МА
P. lapponica L.	—	—	+	—	—	Ц	ГА-М
P. oederi Vahl	+	+	+	+	+	Е-ЗА	АЛ
P. pennellii Hult.	—	—	—	—	+	С-ЗА	ГА
P. sudetica Willd. subsp. *albolabiata* Hult.	+	—	+	+	+	С-А	А

Виды	Локальные флоры 1: р. Уккенивеем	2: р. Песцовая	3: кутовая часть бухты Пенкигней	4: пос. Провидения	5: пос. Сиреники	Географические группы: долготные	широтные
P. sudetica subsp. *interioroides* Hult.	+	+	+	+	+	С-А	ГА
P. verticillata L.	—	+	+	+	+	Е-ЗА	АЛ
Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch.	—	+	+	—	—	С-ЗА	Б-М
Pinguicula spathulata Ledeb.	—	—	+	—	—	ВС	ГА-М
Galium boreale L.	+	+	+	—	+	Ц	АБ
Linnaea borealis L.	+	+	+	+	+	Е-ЗА	АБ-М
Viburnum edule (Michx.) Rafin.	—	+	—	—	+	Ч-А	Б
Valeriana capitata Pall. ex Link.	+	+	+	+	+	Е-ЗА	ГА-М
Campanula lasiocarpa Cham.	—	—	—	—	+	О-Ч-ЗА	МА
C. uniflora L.	+	+	+	+	+	Ч-А-Ев	МА
Solidago compacta Turcz.	+	+	+	+	+	Ч-ЗА	ГА
Aster sibiricus L.	+	+	+	—	+	Е-ЗА	АБ-М
Erigeron humilis J. Grah.	+	+	+	+	+	Ч-А-Ев	МА
Antennaria alaskana Malte	—	—	+	—	—	Ч-ЗА	А
A. atriceps Fern.	—	—	+	—	—	Ч-ЗА	МА
A. compacta Malte	+	+	+	—	—	Ч-А	А
A. dioiciformis Kom.	—	—	+	—	—	ВС	ГА-М
A. friesiana (Trautv.) Ekman subsp. *beringensis* Petrovsky	+	+	+	+	+	Ч-А	А
A. monocephala (Torr. et Gray) DC.	+	—	—	—	—	Ч-ЗА	МА
A. pseudoarenicola Petrovsky	—	—	—	+	—	Ч	А
Arctanthemum arcticum (L.) Tzvel. subsp. *polare* (Hult.) Tzvel.	+	+	+	+	+	п. Ц	А
Hulteniella integrifolia (Richards.) Tzvel.	+	+	+	—	—	Ч-А	МА
Artemisia arctica Less. subsp. *arctica*	+	+	+	+	+	Ч-ЗА	А
A. arctica subsp. *ehrendorferi* Korobkov	+	+	+	+	+	О-Ч-ЗА	МА
A. borealis Pall. s. l.	+	+	+	+	+	С-А	ГА-М
A. furcata Bieb.	+	—	+	+	+	ВС	АЛ
A. glomerata Ledeb.	+	+	+	+	+	О-Ч-ЗА	МА
A. senjavinensis Bess.	+	+	—	—	—	Ч	А
A. tilesii Ledeb.	+	+	+	+	+	ВЕ-С-ЗА	МА
Petasites frigidus (L.) Fries	—	+	+	+	+	Е-ЗА	АБ
Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin	+	+	+	+	+	Ч-ЗА	МА
Senecio congestus (R. Br.) DC.	—	—	—	+	+	п. Ц	АБ
S. frigidus (Richards.) Less.	+	+	+	+	+	Ч-ЗА	МА
S. kjellmanii A. Pors.	+	+	+	—	—	Ч-ЗА	МА
S. pseudoarnica Less.	+	+	—	+	+	АО	АБ
S. resedifolius Less.	+	+	+	+	+	С-А	АЛ
S. subfrigidus Kom.	—	+	+	+	+	О-Ч	ГА
Saussurea angustifolia (Willd.) DC.	+	+	+	+	—	Ч-ЗА	МА
S. tilesii (Ledeb.) Ledeb.	+	—	—	+	—	С	МА
Taraxacum alaskanum Rydb.	—	—	+	+	—	Ч-ЗА	МА
T. andersonii Hagl.	—	+	—	—	—	Ч-ЗА	ГА
T. ceratophorum (Ledeb.) DC.	—	—	—	+	—	п. Ц	ГА-М
T. gorodkovii Charkev. et Tzvel.	—	—	—	+	—	О-Ч	МА
T. kamtschaticum Dahlst.	—	—	+	—	—	О-Ч-ЗА	МА
T. korjakorum Charkev. et Tzvel.	—	—	+	+	+	С	МА
T. lateritium Dahlst.	—	+	+	+	+	С-ЗА	МА
T. macilentum Dahlst.	+	+	+	+	—	С-А	ГА
T. sibiricum Dahlst.	+	+	+	+	+	ВС-ЗА	МА
T. soczavae Tzvel.	+	+	—	—	—	О-Ч	МА
T. zhukovae Tzvel.	+	+	+	+	+	Ч	А

Виды	Локальные флоры 1 р. Уккенивеем	2 р. Песцовая	3 кутовая часть бухты Пенкигней	4 пос. Провидения	5 пос. Сиреники	Географические группы: долготные	широтные
Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz.	+	—	—	—	—	BE-C	АЛ
C. nana Richards.	+	+	+	—	—	BC-A	АЛ

Примечание. Расшифровка условных обозначений географических групп приведена в табл. 4. Названия видов даны по «Обзору географического распространения...» (Юрцев и др., 1979) и «Арктической флоре СССР» с учетом приоритетных названий (Черепанов, 1981).

ТАБЛИЦА 2

Матрица мер сходства локальных флор по Жаккару, %

ЛФ	ЛФ-1	ЛФ-2	ЛФ-3	ЛФ-4	ЛФ-5
ЛФ-1	—	69.2	68.6	57.3	54.9
ЛФ-2	—	—	74.3	59.6	58.0
ЛФ-3	—	—	—	62.8	57.8
ЛФ-4	—	—	—	—	69.6

ТАБЛИЦА 3

Матрица мер включения локальных флор, %

ЛФ	ЛФ-1	ЛФ-2	ЛФ-3	ЛФ-4	ЛФ-5
ЛФ-1	100	80.3	82.7	66.4	61.5
ЛФ-2	83.3	100	88.4	69.2	64.8
ЛФ-3	80.1	82.4	100	69.2	62.8
ЛФ-4	80.8	81.2	87.1	100	77.9
ЛФ-5	83.5	84.8	88.1	86.8	100

Примечание. Формулы мер сходства и мер включения флор имеются в работах Б. И. Семкина (1973) и Б. А. Юрцева (1978).

Первое место среди долготных географических элементов в этих ЛФ занимает группа видов с широким ареалом распространения, и прежде всего циркумполярные виды (их насчитывается от 34.9 до 38.4% видов, что составляет чуть больше трети этих флор). Но преобладание циркумполярных видов характерно для многих флор арктических районов. Провинциальным же отличием этих ЛФ является высокая доля в них амфиберингийских (прежде всего восточносибирско-западноамериканских и чукотско-западноамериканских) видов, занимающих второе место и составляющих от 24.5 до 27.8%.

Существенную роль в данных ЛФ играет и группа преимущественно американских видов, составляющая от 7.4 до 12.0%. Среди них американские виды, едва заходящие на Чукотку, составляют примерно половину видов (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Соотношение географических элементов в локальных флорах бухты Пенкигней и близлежащих территорий

Долготные и широтные географические группы видов	Условные обозначения групп	«Р. Уккенивеем»		«Р. Песцовая»		«Бухта Пенкигней» (кутовая часть)		«Пос. Провидения»		«Пос. Сиреники»	
		число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%
Долготные											
I. Виды с широким ареалом		**145**	**44.0**	**132**	**41.5**	**145**	**42.5**	**121**	**44.7**	**110**	**42.5**
Циркумполярные и почти циркумполярные*	Ц, п. Ц, Ц(АО)	121	36.7	111	34.9	126	36.9	104	38.4	92	37.8
Амфиокеанические	АО	6	1.8	5	1.6	4	1.2	4	1.5	5	2.1
Сибирско-американские и восточноевропейско-сибирско-американские	С-А, ВЕ-С-А	18	5.5	16	5.0	15	4.4	13	4.8	13	5.3
II. Евразиатские виды		**25**	**7.5**	**27**	**8.5**	**29**	**8.5**	**21**	**7.7**	**17**	**7.0**
Евразиатские	Е	4	1.2	5	1.6	5	1.5	2	0.7	1	0.4
Сибирские и восточноевропейско-сибирские	С, ВЕ-С	4	1.2	—	—	3	0.9	2	0.7	1	0.4
Восточносибирские	ВС	6	1.8	9	2.8	12	3.5	5	1.9	6	2.5
Охотско-чукотские и дальневосточные	О-Ч, ДВ	6	1.8	7	2.2	6	1.7	8	2.9	7	2.9
Чукотские	Ч	5	1.5	6	1.9	3	0.9	4	1.5	2	0.8
III. Преимущественно евразиатские виды		**41**	**12.4**	**43**	**13.5**	**36**	**10.6**	**34**	**12.5**	**32**	**13.2**
Евразиатско-западноамериканские	Е-ЗА	16	4.8	19	6.0	17	5.0	16	5.9	16	6.6
Сибирско-западноамериканские и восточноевропейско-сибирско-западноамериканские	С-ЗА, ВЕ-С-ЗА	23	7.0	22	6.9	19	5.6	18	6.6	16	6.6
Восточноамериканско-евразиатские	ВА-Е	2	0.6	2	0.6	—	—	—	—	—	—
IV. Амфиберингийские виды		**83**	**25.2**	**78**	**24.5**	**95**	**27.8**	**75**	**27.7**	**65**	**26.7**
Восточносибирско-западноамериканские	ВС-ЗА	33	10.0	28	8.8	37	10.8	26	9.6	23	9.4
Охотско-чукотско-западноамериканские и дальневосточно-западноамериканские	О-Ч-ЗА, ДВ-ЗА	10	3.0	10	3.1	13	3.8	11	4.1	10	4.1
Чукотско-западноамериканские	Ч-ЗА	40	12.2	40	12.6	45	13.2	38	14.0	32	13.2

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Долготные и широтные географические группы видов	Условные обозначения групп	«Р. Уккенивеем»		«Р. Песцовая»		«Бухта Пенкигней» (кутовая часть)		«Пос. Провидения»		«Пос. Сиреники»	
		число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%
V. Преимущественно американские		**36**	**10.9**	**38**	**12.0**	**36**	**10.6**	**20**	**7.4**	**19**	**7.9**
Восточносибирско-американские	ВС-А	10	3.0	11	3.6	11	3.2	4	1.5	5	2.1
Охотско-чукотско-американские и дальневосточно-американские	О-Ч-А, ДВ-А	3	0.9	3	0.9	4	1.2	3	1.1	2	0.8
Чукотско-американские	Ч-А	17	5.2	18	5.6	16	4.7	8	2.9	7	2.9
Чукотско-американо-европейские	Ч-А-Ев	6	1.8	6	1.9	5	1.5	5	1.9	5	2.1
Всего		330		318		341		271		243	
Широтные											
I. Арктические и арктоальпийские виды		**211**	**63.9**	**187**	**58.8**	**204**	**59.8**	**177**	**65.3**	**150**	**61.7**
Арктические	А	56	16.9	44	13.8	48	14.1	40	14.8	33	13.6
Метаарктические	МА	94	28.5	93	29.3	96	28.1	90	33.2	77	31.7
Арктоальпийские	АЛ	61	18.5	50	15.7	60	17.6	47	17.3	40	16.4
II. Гипоарктические и бореальные виды		**119**	**36.1**	**131**	**41.2**	**137**	**40.2**	**94**	**34.7**	**93**	**38.3**
Гипоарктические	ГА	33	10.0	34	10.7	36	10.6	32	11.8	30	12.3
Гипоарктомонтанные	ГА-М	40	12.2	41	12.9	48	14.1	32	11.8	33	13.6
Арктобореальные	АБ	26	7.9	25	7.9	25	7.3	20	7.4	20	8.2
Арктобореально-монтанные	АБ-М	13	3.9	15	4.7	12	3.5	4	1.5	6	2.5
Бореальные	Б	6	1.8	14	4.4	13	3.8	6	2.2	4	1.7
Бореально-монтанные	Б-М	1	0.3	2	0.6	3	0.9	—	—	—	—
Всего		330		318		341		271		243	

Примечание. * В данную группу включены и циркумполярные виды, встречающиеся в более южных районах, но в Арктике имеющие амфиокеаническое распространение — Ц(АО).

ТАБЛИЦА 5

Сходство спектров географических элементов локальных флор по Съеренсену, %

ЛФ	ЛФ-1	ЛФ-2	ЛФ-3	ЛФ-4	ЛФ-5
ЛФ-1	—	95.0	94.5	92.8	92.6
ЛФ-2	94.1	—	92.8	91.7	92.2
ЛФ-3	94.9	96.3	—	92.6	92.6
ЛФ-4	93.1	92.4	92.9	—	96.8
ЛФ-5	92.8	94.3	93.8	95.9	—

Примечание. Правая сторона матрицы — сходство спектров долготных, левая — широтных элементов.

Группы евразиатских и преимущественно евразиатских видов, куда входят и немногочисленные континентальные виды, редкие на побережье Берингова пролива, вместе в среднем составляют около 20.0%, что заметно ниже по сравнению с континентальными флорами Западной Чукотки (Заславская, 1982; Заславская, Петровский, 1983).

Попарное сравнение спектров географических элементов всех пяти ЛФ также показало их большую общность. Так, мера сходства по Съеренсену (табл. 5) для широтных элементов составляет 92.4—96.3%, а для долготных – 91.7—96.8%. Столь высокое сходство свидетельствует об их флористической целостности.

Таким образом, мы можем отметить, что для всех ЛФ, расположенных в юго-восточной части Чукотского п-ова, характерно устойчивое соотношение как широтных, так и долготных географических элементов. Все эти ЛФ мы относим к умеренноарктическим амфиберингийским флорам (их восточночукотскому варианту).

Наибольший интерес представляет сравнение ЛФ кутовой части бухты Пенкигней и ЛФ р. Песцовой, обследованной Катениным (1980), поскольку их территории близко примыкают друг к другу (рис. 2).

Сравнение этих ЛФ по соотношению географических элементов (табл. 4) показало почти полное совпадение соотношения в них широтных элементов (58.8—59.8% арктических и 41.2—40.2% неарктических видов) и большое сходство по соотношению долготных элементов. Расхождение составляет 1—3% (наибольшее расхождение наблюдается в группах амфиберингийских и преимущественно евразиатских видов).

Относительное сходство этих ЛФ по Жаккару составляет 74.3% – самое высокое среди анализируемых нами флор. При этом в данных флорах насчитывается 281 общий таксон; 37 видов (или 11.6% всей флоры) встречены только в ЛФ р. Песцовой и 60 видов (или 17.6% всей флоры) – только в ЛФ кутовой части бухты Пенкигней.

Часть видов, не найденных в той или иной флоре сравниваемых территорий, отчасти можно отнести за счет неполного их обследования. Так, нет сомнения в том, что список видов ЛФ кутовой части бухты мог быть полнее, если бы нам удалось детальнее обследовать осыпи и крутые части склонов. Возможно, здесь были бы найдены обычные в долине р. Песцовой *Claytonia arctica*, *Polemonium boreale*, *Taraxacum soczavae*.

Однако отсутствие части видов, безусловно, связано и с некоторым различием набора экотопов в ЛФ этих территорий. Например, в долине р. Песцовой по сырым берегам ручьев массово произрастает *Claytonia sarmentosa*, в заболоченной части поймы реки – *Saxifraga nudicaulis*, не найденные в кутовой части бухты, где слабо представлены переувлажненные экотопы. Именно с этим, по-видимому, связано и отсутствие здесь ряда обычных в долине р. Песцовой гипоарктических

видов сырых местообитаний: *Calamagrostis holmii*, *Carex rotundata*, *Ranunculus lapponica*. В целом территория кутовой части бухты более дренирована. Здесь склоны сопок близко подходят к берегу бухты, а межгорные понижения чаще всего сложены хорошо дренированными делювиальными отложениями.

В некоторых случаях при наличии сходных экотопов трудно объяснить отсутствие тех или иных видов. Так, например, в кутовой части нами не найдены галофильные виды *Lathyrus japonicus* subsp. *pubescens*, *Senecio pseudoarnica*, встреченные по берегу бухты в районе устья р. Песцовой. И наоборот, массово произрастающий в нивальных филлодоциевых тундрах в районе кутовой части бухты вид *Pyrola minor* отсутствует в долине р. Песцовой. В районе кутовой части бухты в целом полнее представлены виды сырых нивальных тундр и луговин, многие из которых не были отмечены в ЛФ р. Песцовой, хотя там для них имеются сходные экотопы: *Cardamine microphylla*, *Sibbaldia procumbens*, *Saxifraga tenuis*, *Draba alpina*, *Epilobium alpinum*, *E. hornemannii*.

Интересным нам представляется распределение кальцефильных видов в этих двух ЛФ. Так, во флоре р. Песцовой полнее представлены растения сухих кальцефитных тундр; многие из этих растений (*Kobresia sibirica*, *Lesquerella arctica*, *Hedysarum mackenzii*) не найдены в кутовой части бухты. В последней же лучше представлены растения сырых кальцефитных тундр, из них *Puccinellia wrightii*, *Kobresia simpliciuscula* subsp. *subgolarctica* не отмечены в долине р. Песцовой.

При подробном анализе флористического состава этих двух ЛФ выявлено высокое количественное сходство как их состава, так и соотношения их географических элементов, что при условии близости территорий, общих черт рельефа и литологии, при схожем во многом наборе экотопов склоняет нас к выводу, что эти ЛФ принадлежат к одной конкретной флоре (КФ), общее число видов которой составляет 378 таксонов. Площадь выявления данной КФ выше, чем требуется для стандартного обследования КФ в Арктике по А. И. Толмачеву, что отвечает условиям среднегорных территорий, где площадь выявления КФ, по мнению ряда авторов, в среднем составляет около 300 км^2 (Заславская, Петровский, 1983).

В заключение еще раз подчеркнем, что проведенный нами количественный анализ состава флор и соотношения их географических элементов показал значительное сходство всех обследованных флор, что свидетельствует о флористической целостности территории южной части Чукотского п-ова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Т. I—X. Л.: Наука, 1961—1987. — *Заславская Т. М.* (Королева). Изучение флоры Анюйского нагорья (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 2. С. 185—195. — *Заславская Т. М.*, *Петровский В. В.* О флоре Люпвеемского горного массива (Анюйское нагорье) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 2. С. 162—174. — *Катенин А. Е.* Американские виды *Populus balsamifera* L. (*Salicaceae*) и *Viburnum edule* (Michx.). Rafn. (*Caprifoliaceae*) на юго-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 3. С. 414—421. — *Семкин Б. И.* Дескриптивные множества и их приложения // Исследование систем. I. Анализ сложных систем. Владивосток, 1973. С. 83—94. — *Секретарева Н. А.* Флористические находки в кутовой части бухты Пенкигней (Чукотский полуостров) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 5. С. 677—683. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р.* О конкретной флоре и методе конкретных флор // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 6. С. 761—774. — *Юрцев Б. А.* Некоторые тенденции развития метода конкретных флор // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 1. С. 69—83. — *Юрцев Б. А.* Ботанико-географическая характеристика Южной Чукотки // Комаровские чтения. Владивосток, 1978. Вып. 26. С. 3—62. — *Юрцев Б. А.*, *Баландин С. А.*, *Катенин А. Е.* и др. Флористические находки на Центральной, Восточной и Южной Чукотке (1974 и 1976 г.) // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 5. С. 625—636. — *Юрцев Б. А.*, *Кожевников Ю. П.*, *Нечаев А. А.* Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1972.

Т. 57. № 7. С. 765—778. — *Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А.* и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 111—122; Вып. 6. С. 74—83.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 28 X 1992

SUMMARY

Vascular local floras in the vicinity of the Penkigney Bay have been compared with the floras of neighbouring areas on the southeast of the Chukotka Peninsula. The floras of Penkigney Bay are most similar with each other whereas their similarity with other coastal floras are much lower. All local floras in question have a very similar proportions of geographical elements in spite of the differences in vegetation. These floras belong to moderatearctic amphiberingian floras.

УДК 581.55

А. Б. Ястребов

ИНТЕРФЕРЕНЦИЯ ФИТОГЕННЫХ ПОЛЕЙ ДЕРЕВЬЕВ В ЛИШАЙНИКОВО-ЗЕЛЕНОМОШНЫХ СОСНЯКАХ [1]

A. B. YASTREBOV. AN INTERFERENCE OF TREE INFLUENCE FIELDS IN LICHEN-MOSS PINE FORESTS

Исследуется гипотеза аддитивности взаимодействия фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках Ленинградской обл. и Карелии. Предложен новый метод определения напряженности фитогенных полей. Наиболее вероятно, что взаимодействие фитогенных полей обладает свойством аддитивности 2-го порядка, т. е. фитогенное поле можно охарактеризовать с помощью двух показателей его напряженности — 1-го и 2-го родов. Напряженность 1-го рода имеет максимальные значения в 20 см от ствола дерева, а затем плавно уменьшается с удалением от ствола. Она возрастает с увеличением размеров влияющего дерева. Наиболее существенным экологическим фактором, ей соответствующим, является, вероятно, затенение. Напряженность 2-го рода имеет максимальные значения непосредственно около ствола, а затем резко спадает. Ей соответствуют, скорее всего, перехват осадков кронами, воздействие опада и влияние ствола. Обе напряженности аддитивны, т. е. при наложении фитогенных полей друг на друга суммируются. В Карелии более существенна напряженность 1-го рода, в Ленинградской обл. — 2-го.

В теоретической отечественной фитоценологии распространено мнение о том, что взаимодействие растений внутри яруса осуществляется за счет перекрытия их фитогенных полей (Василевич, 1983, 1988; Норин, 1987, 1991) и что при перекрывании полей влияния взаимодействующих организмов возникают качественно новые эффекты (Ипатов, 1970; Ипатов, Кирикова, 1980, 1986; Норин, 1987, 1991). Однако взаимодействием фитогенных полей практически никто не занимался. Единственная известная мне работа — это работа А. А. Маслова (1986), в которой исследуется поведение различных видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов при наложении фитогенных полей сосны друг на друга. В работе показано, что при взаимодействии фитогенных полей новые эффекты могут проявляться в том случае, если кроны взаимодействующих деревьев соприкасаются. Нами предприняты более подробные исследования интерференции полей отдельных деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках. Материалом для этого послужили данные, собранные в июне—июле 1991 г. в Ленинградской обл. (ЛО) и Карелии (К). Эти данные представляют собой описания напочвенного покрова на одиночных трансектах, проходящих от ствола дерева на открытое пространство и выполненных для деревьев разных диаметров (7, 10, 13, 16 и 19 ± 1.5 см), а также на парных трансектах, проходящих от ствола одного дерева до ствола другого и выполненных для всех возможных комбинаций диаметров стволов влияющих деревьев (7, 10 и 13 ± 1.5 см) и расстояний между ними (1, 2 и 3 ± 0.5 м). Рабочим признаком является встречаемость видов в определенном положении на трансектах в роли доминантов (далее просто встречаемость). Для анализа используются лишь достаточно

[1] Публикация по гранту Б-43-2 Министерства науки, высшей школы и технической политики России.

обильные виды, остальные виды объединены в категории «другие виды травяно-кустарничкового яруса» и «другие виды мохово-лишайникового яруса». Наравне с обычными видами выступают также категории «отсутствие травяно-кустарничкового яруса» и «отсутствие мохово-лишайникового яруса», которые в дальнейшем будут участвовать в анализе как простые виды. Более подробная характеристика материала приведена в предыдущей статье (Ястребов, Лычаная, 1993). Там же содержатся результаты анализа изменений встречаемости отдельных видов и сборных категорий в зависимости от расстояния до ствола влияющего дерева и его размеров, а также предпринята попытка в общих чертах проанализировать влияние пары деревьев на напочвенный покров.

В настоящей статье главным предметом рассмотрения является гипотеза аддитивности взаимодействия фитогенных полей, которую можно сформулировать следующим образом: взаимодействие фитогенных полей аддитивно, т. е. общая напряженность поля воздействия группы деревьев равняется сумме напряженностей фитогенных полей отдельных деревьев.

Исходя из теоретических представлений гипотеза аддитивности должна быть отвергнута, поскольку воздействие коллектива растений приобретает качественно новые свойства по сравнению с воздействием одиночного экземпляра (Ипатов, 1970; Работнов, 1978; Ипатов, Кирикова, 1980, 1986; Норин, 1987, 1991). Об этом же свидетельствуют и данные Маслова (1986). Однако корректного анализа этой гипотезы до сих пор не проводилось, а использование разнообразных аддитивных индексов, характеризующих силу влияния деревьев в лесу, как правило, оказывалось полезным (Лащинский, 1975; Фаликов, 1976; Казанцева, 1979; Котов, 1982). Поэтому гипотеза аддитивности сходу не может быть отвергнута и подлежит проверке.

Если бы можно было корректно определить напряженность фитогенного поля, то проверка гипотезы аддитивности не составила бы труда. Можно было бы просто определить сумму напряженностей фитогенных полей отдельных деревьев и сравнить ее с напряженностью совокупного поля. Но, к сожалению, напряженность фитогенного поля не поддается непосредственному измерению. Поэтому мы можем либо измерить какие-либо признаки растительности, которые из каких-либо соображений должны быть монотонно связаны с напряженностью поля (Демьянов, 1978; Самойлов, 1983, 1986; Василевич, 1988), либо угадать форму зависимости напряженности от размеров влияющего дерева и расстояния до него (Котов, 1982; Маслов, 1989), имея при этом в виду, что «. . .мы пока не знаем теоретической формы этой зависимости» (Василевич, 1988 : 65) и что «. . .в разных условиях, а тем более для разных пород, наиболее адекватно отражать величину эдификаторного воздействия будут разные виды функций» (Маслов, 1989 : 90). Последний подход вообще не позволяет проверить гипотезу аддитивности, поскольку форма зависимости задается a priori. В случае использования первого подхода гипотеза аддитивности не может быть отвергнута, поскольку тот факт, что суммирование показателей, связанных с напряженностью поля, не дает в результате показателя, соответствующего совместному полю, еще не означает, что сумма напряженностей не будет равна напряженности этого совместного поля (Ястребов, Лычаная, 1993). Однако, анализируя поведение показателей, так или иначе связанных с напряженностью, можно попытаться вычислить непосредственно самое напряженность. В настоящей статье применен именно такой подход.

Обозначим напряженность фитогенного поля отдельного дерева F. Будем считать, что эта величина является функцией размеров влияющего дерева, например его диаметра на высоте груди D, и расстояния до его ствола l. Тогда ее можно записать как $F=f(D, l)$. Предположим, что напряженность поля обладает свойством аддитивности, т. е. напряженность поля нескольких деревьев равна сумме напряженностей полей каждого из них. В этом случае напряженность общего поля 2 деревьев будет равна $F=f(D_1, l_1)+f(D_2, l_2)$, где индексы 1 и 2

относятся соответственно к 1-му и 2-му деревьям пары. Реально измерить эту напряженность невозможно, но найти некоторый признак напочвенного покрова, который каким-либо образом зависит от напряженности поля, вполне реально. Можно считать, что этот признак будет функцией напряженности F. Это можно записать так: $X = G(F)$, где X — значение исследуемого признака, а $G(F)$ — функция зависимости данного признака от напряженности поля. С помощью функций G и f можно связать значение признака X с размерами влияющих деревьев и с расстоянием до них от той точки земной поверхности, где проводились измерения данного признака. При влиянии одиночного дерева они будут равны $X = G(f(D, l))$, при влиянии пары деревьев $X = G(f(D_1, l_1) + f(D_2, l_2))$, а вообще для любого количества влияющих деревьев $X = G(\sum f(D_i, l_i))$, где суммирование производится по всем влияющим деревьям. Имея ряд наблюдений признака X в точках, для которых известны все D и l, можно попытаться подобрать функции G и f таким образом, чтобы минимизировать отклонения наблюдаемых значений признака X от теоретических. В этом случае функция f будет представлять собой действительную форму зависимости напряженности фитогенного поля от характеристик влияющего дерева. Если расхождения эмпирических и теоретических значений будут невелики, то гипотеза аддитивности должна быть принята. В противном случае она должна быть отвергнута. Тогда необходим более подробный анализ взаимодействия фитогенных полей.

Если гипотеза аддитивности не выполняется, то имеет место некоторое более сложное взаимодействие. В общем случае зависимость признака растительности X от размеров и расположения пары влияющих деревьев можно представить в виде $X = Z(D_1, l_1, D_2, l_2)$. Функцию Z можно разложить на аддитивный компонент и остаток Z_1: $Z(D_1, l_1, D_2, l_2) = G(f(D_1, l_1) + f(D_2, l_2)) + Z_1(D_1, l_1, D_2, l_2)$. Функция Z_1 также может содержать аддитивный компонент, но построенный с другой формой зависимости напряженности поля от характеристик влияющего дерева. Возможен случай, когда она полностью описывается этим аддитивным компонентом, т. е. $Z(D_1, l_1, D_2, l_2) = G_1(f_1(D_1, l_1) + f_1(D_2, l_2)) + G_2(f_2(D_1, l_1) + f_2(D_2, l_2))$. Тогда можно говорить об аддитивности 2-го порядка. Это означает, что фитогенное поле может быть охарактеризовано двумя напряженностями, определяемыми функциями f_1 и f_2, причем обе обладают свойством аддитивности, а признаки растительности зависят от комбинации значений обеих напряженностей. Будем называть их напряженностями 1-го и 2-го порядков, или 1-го и 2-го родов. Их можно интерпретировать как интенсивность воздействия деревьев на разные экологические факторы: например, напряженность 1-го порядка может соответствовать затенению, а напряженность 2-го порядка может отражать влияние корневой конкуренции. Такая ситуация вполне обычна. В природе весьма распространены случаи, когда изменение различных экологических факторов в фитогенном поле происходит по-разному (Плотников, 1979; Самойлов, 1983; Маслов, 1986; Ястребов, 1989). Возможно даже моделирование совокупного фитогенного поля путем анализа изменений в пространстве отдельных реальных экологических факторов и суммирования соответствующих значений при наложении полей (Wu et al., 1985).

Если принять гипотезу аддитивности 2-го порядка, то отыскать соответствующие функции не составит труда. Для этого надо использовать результаты, полученные при проверке гипотезы аддитивности 1-го порядка. Используя полученные при этом оценки функций G и f, можно получить оценку функции Z_1, вычитая предсказанные исходя из гипотезы аддитивности 1-го порядка теоретические оценки исследуемого признака из его эмпирических оценок: $Z_1(D_1, l_1, D_2, l_2) = X - G(f(D_1, l_1) + f(D_2, l_2))$. Проделав с полученными значениями Z_1 ту же процедуру, что и со значениями признака X при поиске функций G и f для проверки гипотезы аддитивности 1-го порядка, можно получить оценки функций G_2 и f_2. Оценки функций G_1 и f_1 будут совпадать с полученными

ранее оценками функций G и f. Из сказанного ясно, что аддитивность 1-го порядка в этом случае выступает как первая аппроксимация функции Z, а аддитивность 2-го порядка — как более тонкая ее аппроксимация. Если использование функций G_2 и f_2 существенно улучшит соответствие между теоретическими и эмпирическими значениями признака X, то должна быть принята гипотеза аддитивности 2-го порядка. В противном случае должна быть принята гипотеза простой аддитивности. Заметим, что результат оказывается зависящим от выбора признака растительности. Если верна гипотеза аддитивности 2-го порядка, но будет выбран признак, не зависящий от одной из напряженностей, например признак, для которого $G_2 = \text{const}$, то будет принята гипотеза аддитивности 1-го, а не 2-го порядка. Поэтому для анализа нужно стараться выбирать наиболее информативные признаки, но лучше использовать несколько признаков. При этом, правда, вполне реальна ситуация, когда часть признаков будет зависеть только от одной из напряженностей, а другая часть — от другой. В этом случае для каждого признака будет принята гипотеза простой аддитивности, хотя на деле имеет место аддитивность 2-го порядка. Разобраться в такой ситуации можно, сравнив функции f, полученные для разных признаков. Если все они будут сходными, то это значит, что все признаки зависят от одной напряженности и верна гипотеза аддитивности 1-го порядка. Если же они будут различными, то это значит, что фитогенное поле описывается несколькими напряженностями.

По аналогии с аддитивностью 2-го порядка можно ввести также представление об аддитивности 3-го и следующих порядков. Проверив аддитивность 2-го порядка, можно рассмотреть разницу между эмпирическими значениями признака и теоретическими его значениями, полученными исходя из гипотезы аддитивности 2-го порядка. Подвергнув ее такому же анализу, можно проверить гипотезу аддитивности 3-го порядка. Так можно действовать до тех пор, пока использование нового порядка аддитивности не перестанет приводить к улучшению соответствия между теоретическими и эмпирическими значениями признака X. Как только на каком-либо шаге существенное улучшение не будет получено, значит, требуемый порядок аддитивности уже был достигнут на предыдущем шаге. Так можно определить действительный порядок аддитивности.

Все приведенные выше рассуждения относятся к взаимодействию пары деревьев. В дальнейшем, исходя из специфики полученного материала, анализ проведем лишь для пар деревьев, но все сказанное справедливо также и для взаимодействия фитогенных полей большего числа особей.

До сих пор я не касался вопроса о том, как осуществлять выбор функций G и F для того, чтобы минимизировать расхождения между теоретическими и эмпирическими значениями. Наиболее простой путь — задаться конкретным математическим видом этих функций. На мой взгляд, достаточно гибкой является полиномиальная аппроксимация. Поэтому функцию G будем искать среди полиномов 3-го порядка от F, т. е. в виде $G = a + bF + cF^2 + dF^3$. Функция $f\,(D,\ l)$ зависит от двух переменных, кроме того, на нее должно быть наложено одно ограничение. Если исходить из ее биологического смысла, то она должна быть равна нулю на бесконечном удалении от влияющего дерева. Чтобы выполнить это требование, будем искать ее среди полиномов от D и $1/l$, а не среди полиномов от D и l. При этом потребуем, чтобы все не зависящие от $1/l$ члены полинома имели нулевые коэффициенты. В этом (и только в этом) случае полином будет обращаться в нуль на бесконечном удалении от дерева. Для этой функции разумно ограничиться квадратичным полиномом $f = a_{01}/l + a_{11}D/l + a_{21}D^2/l + a_{02}/l^2 + a_{12}D/l^2 + a_{22}D^2/l^2$. В результате выбор функций G и f сводится к подгонке уравнения регрессии с 10 параметрами. При этом функция f может быть найдена лишь с точностью до масштабного коэффициента, т. е. результат не изменится, если все ее параметры умножить или разделить на любое число. Поэтому можно потребовать, чтобы ее параметры были нормированы таким

образом, чтобы сумма их квадратов равнялась единице. Это снижает число общих параметров регрессионного уравнения до 9. К сожалению, в связи со сложным видом этого регрессионного уравнения аналитическое решение не может быть найдено. Поэтому был использован метод наискорейшего спуска (см., например, Бахвалов и др., 1987). Этот метод позволяет находить только локальные минимумы, поэтому для поиска наилучших значений пришлось выполнять процедуру наискорейшего спуска несколько раз, перебирая различные варианты начальных значений параметров уравнения. Эмпирическим путем было установлено, что необходимо перебрать 343 сочетания начальных значений. В результате для получения решения одного регрессионного уравнения было необходимо около 60 ч работы IBM PC XT. В связи с этим количество просчитываемых вариантов оказалось сильно ограничено.

Важным моментом для проведения анализа интерференции фитогенных полей является выбор признаков, характеризующих растительность. Необходимо выбрать интегральные признаки, дающие представление о варьировании растительности в целом. В качестве таких признаков удобно использовать положение точек, представляющих состояние растительности при различном воздействии деревьев, на ординационных осях. В качестве метода ординации был использован анализ главных компонент (АГК), представляющий собой один из наиболее перспективных методов линейной ординации (Austin, Orloci, 1966; Василевич, 1969; Nichols, 1977; Маслов, 1983; Ter Braak, 1983; Ястребов, 1991). В данном конкретном случае он особенно удобен, поскольку изменения встречаемости видов в фитогенном поле сосны монотонны и не сильно отличаются от линейных (Ястребов, Лычаная, 1993). Для АГК была использована не корреляционная, а ковариационная матрица, поскольку это приводит к более надежным результатам (Austin, Greig-Smith, 1968; Noy-Meir et al., 1975; Ястребов, 1991). Наравне с обычными видами растений в качестве признаков для выделения осей АГК использовались сборные категории, представляющие собой объединенные малообильные виды, либо встречаемость площадок, лишенных растений определенного яруса. Для анализа использовались проекции точек на первые 2 оси АГК. Нагрузки видов на оси для обоих районов приведены в табл. 1. Исходя из проведенного ранее анализа поведения различных видов под воздействием фитогенных полей одиночных сосен (Ястребов, Лычаная, 1993), эти оси можно легко интерпретировать. 1-я ось в К, вероятно, отражает действие затенения на напочвенный покров. Положительный конец этой оси соответствует менее затененным условиям, поскольку высокие положительные нагрузки на нее имеют

ТАБЛИЦА 1

Нагрузки видов на оси АГК для разных районов

Виды	К		ЛО	
	1-я ось	2-я ось	1-я ось	2-я ось
Травяно-кустарничковый ярус				
Calluna vulgaris	+0.600	+0.387	+0.155	—0.260
Vaccinium vitis-idaea	—0.488	—0.177	—0.220	—0.325
Все другие виды	—0.038	—0.038	+0.118	+0.100
Отсутствие яруса	—0.077	—0.172	—0.047	+0.492
Мохово-лишайниковый ярус				
Dicranum polysetum	—	—	+0.792	+0.131
Pleurozium schreberi	—0.428	+0.745	—0.375	+0.523
Cladina rangiferina	+0.145	—0.307	—	—
C. arbuscula	+0.412	—0.054	—	—
Все другие виды	+0.011	—0.017	—0.039	—0.515
Отсутствие яруса	—0.143	—0.368	—0.378	—0.138

светолюбивые виды *Calluna vulgaris* и *Cladina arbuscula*. Отрицательные нагрузки имеют виды, тяготеющие к более затененным местам, *Vaccinium vitis-idaea* и *Pleurozium schreberi*. 2-я ось в К характеризует отрицательное влияние древостоя непосредственно в приствольной зоне, по-видимому, за счет воздействия опада и задержания осадков кронами, поскольку по сути дела отражает баланс между основным видом мохово-лишайникового яруса *Pleurozium schreberi* и группой «отсутствие мохово-лишайникового яруса». В ЛО ситуация другая. Здесь 1-я ось представляет собой баланс между 2 видами мхов — *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*. Как было установлено ранее, последний вид, будучи более влаголюбивым и светолюбивым, встречается в промежутках между деревьями, а первый заполняет свободные места вокруг стволов сосен, откуда *Dicranum polysetum* исключен из-за воздействия опада и задержания осадков кронами (Ястребов, Лычаная, 1993). Поэтому данную ось можно связать с неблагоприятными условиями, создающимися недалеко от стволов сосен. В этом смысле она аналогична 2-й оси АГК для К. 2-я ось для ЛО, вероятно, может быть связана с затенением (табл. 1) и поэтому аналогична 1-й оси для К, только перевернута: положительную нагрузку на нее имеет тенелюбивый *Pleurozium schreberi*, а отрицательную — категория «все другие виды мохово-лишайникового яруса», которая в ЛО состоит в основном из светолюбивых кустистых лишайников и политриховых мхов. Можно также отметить, что в ЛО травяно-кустарничковый ярус оказывается менее подверженным воздействию со стороны древостоя, чем в К, и реакция на древостой наблюдается главным образом в мохово-лишайниковом ярусе (табл. 1).

По приведенной выше методике с использованием осей АГК в качестве признака, характеризующего состояние растительности, было проанализировано взаимодействие фитогенных полей. Для первых осей было получено по 3 аддитивных компонента, а для вторых — по 2. Компоненты, соответствующие порядкам аддитивности выше 1-го, оказались достоверными на 0.1%-м уровне значимости, но объясняли ничтожно малую долю варьирования осей АГК (табл. 2) и поэтому далее не рассматриваются. Параметры функций f и G для аддитивности 1-го порядка приведены в табл. 3.

Рассмотрим поведение функций f и G, полученных при анализе 1-й оси АГК для К. Графики зависимости напряженности фитогенного поля от расстояния до влияющего дерева для деревьев 7, 13 и 19 см в диаметре показаны на рис. 1. Напряженность поля имеет максимум в 20 см от ствола влияющего дерева, а затем постепенно уменьшается при удалении от ствола, приближаясь к нулевой. При этом напряженность увеличивается с увеличением размера влияющего дерева. Судя по тому, что 1-я ось АГК связана с затенением, можно считать, что полученная напряженность отражает влияние затенения на напочвенный покров. Наличие максимума в 20 см от ствола и падение напряженности непосредственно около ствола объясняются, по-видимому, тем, что около ствола растительность изменена благодаря воздействию других факторов (Ястребов, Лычаная, 1993). Это не позво-

ТАБЛИЦА 2

Доли дисперсий осей АГК, объясненные с помощью гипотез аддитивности разных порядков

Район исследования	Ось АГК	Доля общей дисперсии, объясненная с помощью оси АГК	Доля дисперсии оси АГК, объясненная с помощью аддитивных компонентов порядков		
			1-го	2-го	3-го
К	1-я	0.573	0.743	0.033	0.030
	2-я	0.218	0.584	0.058	—
ЛО	1-я	0.453	0.626	0.056	0.030
	2-я	0.197	0.341	0.078	—

ТАБЛИЦА 3

Параметры функций f_1 и G_1, полученные при анализе 1-й и 2-й осей АГК для разных районов

Функции	Параметры	Значения, полученные при анализе			
		1-й оси АГК		2-й оси АГК	
		К	ЛО	К	ЛО
f	a_{01}	+0.0662	+0.3911	+0.4111	+0.0581
	a_{11}	+0.1890	—0.0357	—0.0900	—0.1402
	a_{21}	+0.0571	+0.0006	+0.0038	+0.0193
	a_{02}	—0.9622	—0.9092	—0.8884	+0.9850
	a_{12}	+0.1624	+0.1386	+0.1832	—0.0796
	a_{22}	—0.0662	—0.0035	—0.0065	—0.0063
G	*a*	+56.86	+16.36	—1.14	—9.72
	b	—65.10	—811.47	—707.94	+88.34
	c	+17.09	+4701.74	+5207.37	—123.35
	d	—1.43	—8059.22	—11092.63	+54.36

Примечание. Параметры получены при единицах измерения *D*, см; *l*, дм.

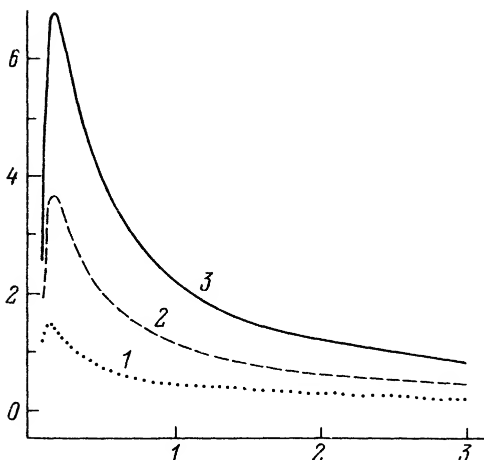


Рис. 1. Зависимость напряженности фитогенного поля, полученная при анализе гипотезы аддитивности 1-го порядка для 1-й оси АГК, от расстояния до ствола влияющего дерева и его диаметра в К (функция f_1).

Напряженность фитогенного поля для деревьев диаметром, см: *1* — 7, *2* — 13, *3* — 19. По оси абсцисс — расстояние от ствола, м; по оси ординат — напряженность фитогенного поля.

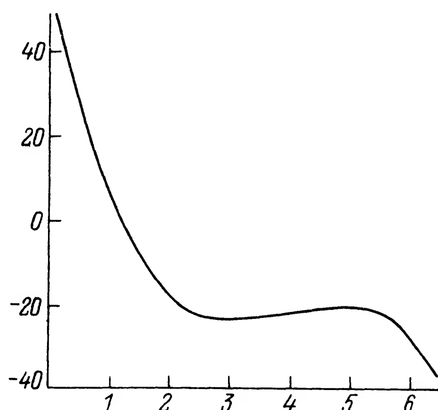


Рис. 2. Зависимость значений 1-й главной компоненты АГК от напряженности фитогенного поля в К (функция G_1).

По оси абсцисс — напряженность фитогенного поля; по оси ординат — величина проекции на 1-ю ось АГК.

ляет адекватно отразить реакцию на затенение. Форма зависимости значений 1-й главной компоненты АГК от напряженности поля приведена на рис. 2. Если не рассматривать участок кривой, соответствующий напряженности выше 4—5, которые встречаются крайне редко (рис. 1), то можно считать, что форма зависимости близка к гиперболической. Это означает, что при слабой напряженности поля растительность чутко реагирует на увеличение этой напряженности, при высокой же напряженности кривая реакции выходит на плато. Этим частично подтверждаются более ранние выводы относительно формы этой кривой (Ястребов, Лычаная, 1993). На рис. 3 представлено сравнение теоретических и эмпирических значений

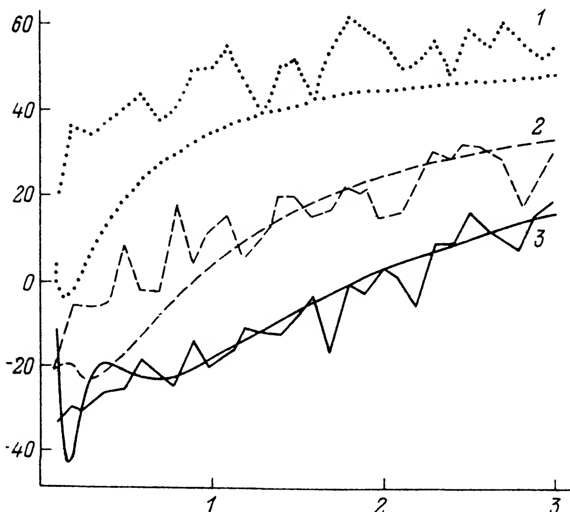


Рис. 3. Зависимость эмпирических (ломаные линии) и теоретических (плавные кривые) значений 1-й главной компоненты АГК от расстояния до ствола влияющего дерева и его диаметра в К.

По оси абсцисс — расстояние от ствола, м; по оси ординат — величина проекции на 1-ю ось АГК (для деревьев диаметром, см: *1* — 7, *2* — 13, *3* — 19).

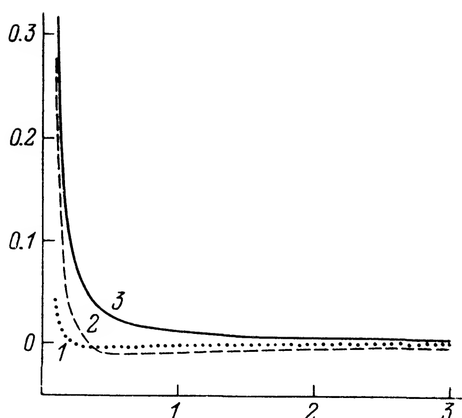


Рис. 4. Зависимость напряженности фитогенного поля, полученная при анализе гипотезы аддитивности 1-го порядка для 2-й оси АГК, от расстояния до ствола влияющего дерева и его диаметра в К.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

1-й компоненты АГК в зависимости от расстояния до ствола влияющего дерева и его диаметра. Соответствие между ними достаточно хорошее, что понятно, поскольку, исходя из гипотезы аддитивности 1-го порядка, можно объяснить 74% дисперсии 1-й оси АГК. Однако необходимо отметить, что для деревьев диаметром 7 см наблюдается систематическое отклонение теоретических значений от эмпирических. Воздействие одиночных растений на напочвенный покров оказывается несколько менее сильным, чем следует из гипотезы аддитивности 1-го порядка. По сути дела это означает, что для деревьев данного диаметра наблюдается кумулятивный эффект взаимодействия фитогенных полей, что отмечалось нами и ранее (Ястребов, Лычаная, 1993). Природа этого кумулятивного эффекта может заключаться в том, что затенение, вызываемое воздействием разных деревьев, оказывается более сильным, из-за того что разные деревья затеняют исследуемую точку с разных сторон, вызывая этим более сильную реакцию напочвенного покрова, чем такое же затенение, осуществляемое одним деревом с одной стороны. Однако вполне возможно, что кумулятивный эффект вовсе отсутствует, а систематические отклонения происходят из-за недостаточной пластичности функций, выбранных для аппроксимации. Вполне возможно, что с увеличением степени используемых полиномов этот эффект пропадет. Такое объяснение представляется мне более вероятным.

Использование в К 2-й оси АГК в качестве признака для анализа приводит совсем к другому виду зависимости напряженности от характеристик влияющего дерева (рис. 4). Здесь напряженность имеет максимум около ствола, а затем резко падает. Кроме того, зависимость напряженности от диаметра влияющего дерева здесь выражена явно слабее, чем в случае использования 1-й оси АГК. Исходя из интерпретации 2-й оси, эту напряженность можно связать с воздействием опада и перехватом осадков кронами.

Таким образом, поскольку функции f, полученные при использовании 1-й и 2-й осей АГК, различаются, можно считать, что взаимодействие полей деревьев

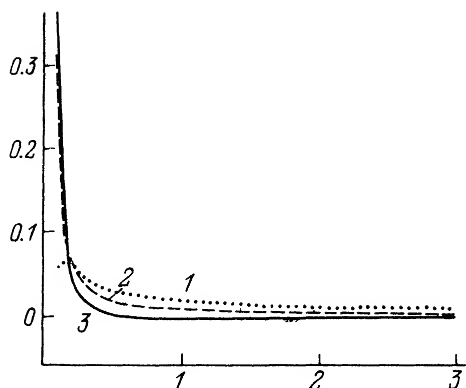


Рис. 5. Зависимость напряженности фитогенного поля, полученная при анализе гипотезы аддитивности 1-го порядка для 1-й оси АГК, от расстояния до ствола влияющего дерева и его диаметра в ЛО.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

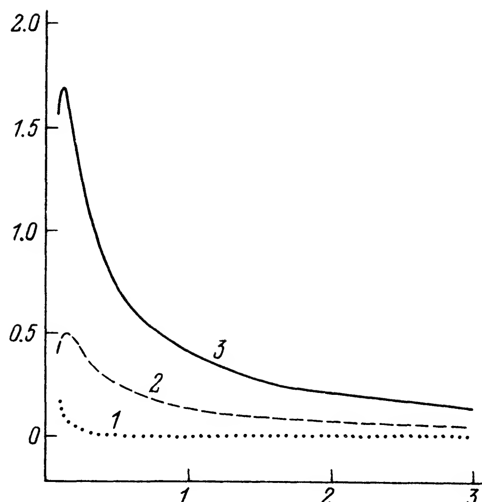


Рис. 6. Зависимость напряженности фитогенного поля, полученная при анализе гипотезы аддитивности 1-го порядка для 2-й оси АГК, от расстояния до ствола влияющего дерева и его диаметра в ЛО.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

в К описывается аддитивностью 2-го порядка. При этом напряженность 1-го рода соответствует, скорее всего, затенению, а напряженность 2-го рода — локализованным близ ствола воздействиям. Интересно отметить тот факт, что функция f_2, полученная при анализе гипотезы аддитивности 2-го порядка для 1-й оси АГК, оказалась очень схожей с функцией f_1, полученной при анализе 2-й оси (не показано). Это свидетельствует о том, что 1-я ось АГК частично вобрала в себя информацию, связанную с реакцией напочвенного покрова на напряженность 2-го рода, и подтверждает гипотезу аддитивности 2-го порядка.

Похожие данные получились и при анализе материалов по ЛО, с той лишь разницей, что здесь напряженность, полученная с помощью 1-й оси АГК, соответствует напряженности 2-го рода в К (рис. 5, ср. с рис. 4), а напряженность, полученная с помощью 2-й оси, — напряженности 1-го рода в К (рис. 6, ср. с рис. 1), что понятно, если исходить из интерпретации этих осей (табл. 1). Интересно, что и здесь функция f_2, полученная для 1-й оси, оказалась схожей с функцией f_1 для 2-й оси, что еще раз подтверждает гипотезу аддитивности 2-го порядка.

В заключение проанализируем, насколько адекватно предсказывается поведение отдельных видов и растительности в целом согласно гипотезе аддитивности 2-го порядка. В табл. 4 приведены доли дисперсий, объясненные с помощью гипотезы аддитивности для 1-й и 2-й осей АГК, а также для обеих вместе. Для К доля объясненной дисперсии достаточно велика — 55%, причем ее наибольшая часть приходится на виды, для которых ранее были отмечены четкие закономерности в их реакции на воздействие деревьев (Ястребов, Лычаная, 1993). Для ЛО доля объясненной дисперсии ниже — всего 35%, а распределяется она в основном по видам мохово-лишайникового яруса. Это согласуется с ранее полученным выводом о том, что в ЛО реакция напочвенного покрова на влияние древостоя слабее, чем в К, благодаря более мягким климатическим условиям (Ястребов, Лычаная, 1993). Можно ли считать, что величины объясненной дисперсии достаточно велики, чтобы признать справедливой гипотезу аддитивности 2-го порядка? Или взаимодействие фитогенных полей деревьев

ТАБЛИЦА 4

Доли дисперсий отдельных видов, объясненные с помощью гипотезы аддитивности для 1-й и 2-й осей АГК

Виды	К			ЛО		
	1-я ось	2-я ось	вместе	1-я ось	2-я ось	вместе
Травяно-кустарничковый ярус						
Calluna vulgaris	0.620	0.226	0.846	0.107	0.071	0.188
Vaccinium vitis-idaea	0.566	0.022	0.588	0.155	0.081	0.236
Все другие виды	0.070	0.021	0.091	0.144	0.025	0.169
Отсутствие яруса	0.034	0.052	0.086	0.005	0.135	0.140
Мохово-лишайниковый ярус						
Dicranum polysetum	—	—	—	0.599	0.004	0.603
Pleurozium schreberi	0.341	0.309	0.650	0.249	0.115	0.364
Cladina rangiferina	0.130	0.172	0.302	—	—	—
C. arbuscula	0.561	0.003	0.564	—	—	—
Все другие виды	0.008	0.006	0.014	0.003	0.155	0.158
Отсутствие яруса	0.145	0.288	0.433	0.310	0.009	0.319
Общая дисперсия	0.426	0.127	0.553	0.284	0.067	0.351

настолько сложно, что не может быть описано исходя из гипотез аддитивности любого порядка? Я думаю, что на основании полученных результатов гипотеза аддитивности 2-го порядка может быть принята, а достаточно низкие величины объясненной дисперсии признаков растительности являются следствием большой доли случайного варьирования, происходящего из-за пятнистого размещения видов растений напочвенного покрова, обусловленного особенностями вегетативного их размножения, а не влиянием древостоя. С другой стороны, низкие доли объясненной дисперсии могут быть обусловлены недостаточной пластичностью полиномиальной аппроксимации функций. Не исключено, что с повышением порядка используемых полиномов соответствие между эмпирическими и теоретическими данными может быть улучшено. Кроме того, при анализе использовались только 2 оси АГК, которым соответствует 79% общего варьирования в К и 65% в ЛО, и при любом анализе нельзя было бы объяснить бóльшую долю исходной дисперсии при использовании лишь этих 2 осей. Если принять за 100% эти величины, то окажется, что с помощью гипотезы аддитивности 2-го порядка объясняется 70% дисперсии в К и 54% в ЛО, что уже более существенно.

Таким образом, взаимодействие фитогенных полей может быть объяснено аддитивностью 2-го порядка. Фитогенное поле в каждой конкретной точке может быть описано двумя напряженностями — 1-го и 2-го родов, обладающими свойством аддитивности; при наложении полей суммарная напряженность оказывается равна сумме напряженностей отдельных полей. Напряженность 1-го рода связана, скорее всего, с затенением и плавно убывает при удалении от влияющего дерева. Напряженность 2-го рода соответствует разнообразным влияниям, сконцентрированным невдалеке от ствола, и резко падает при удалении от него. Важно, что при подобном взаимодействии фитогенных полей возможно появление таких комбинаций обеих напряженностей, которые не могут возникнуть в фитогенном поле отдельного дерева. Это означает, что при интерференции фитогенных полей возможно появление качественно новых по своему воздействию на подчиненные ярусы участков земной поверхности, что соответствует часто постулируемому в отечественной геоботанике эффекту коллектива (Ипатов, 1970; Ипатов, Кирикова, 1980, 1986; Норин, 1987, 1991).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бахвалов Н. С., Жидков Н. П., Кобельков Г. М. Численные методы. М.: Наука, 1987. 599 с. — *Василевич В. И.* Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с. — *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с. — *Василевич В. И.* Взаимоотношения ценопопуляций растений в фитоценозах и их количественная оценка // Популяционные проблемы в биогеоценологии. М.: Наука, 1988. С. 59—82. — *Демьянов В. А.* Метод изучения фитогенного поля древесных пород // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 9. С. 1302—1308. — *Ипатов В. С.* Некоторые вопросы теории организации растительного покрова // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 2. С. 184—195. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* Функциональный подход к синузии // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 4. С. 470—477. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* Ценоэлементы в растительном покрове // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 5. С. 580—586. — *Казанцева А. С.* Влияние деревьев на структуру травяно-кустарничкового яруса в некоторых типах сосновых лесов // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 7. С. 1030—1033. — *Котов С. Ф.* Метод количественной оценки эдификаторной роли вида // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 2. С. 235—240. — *Лащинский Н. Н.* О влиянии деревьев на структуру травостоя в травяных борах Нижнего Приангарья // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 12. С. 1721—1727. — *Маслов А. А.* О совместном применении метода блоков и метода главных компонент для анализа мозаичности лесных сообществ. 1. Выделение осей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 6. С. 73—79. — *Маслов А. А.* О взаимодействии фитогенных полей деревьев в сосняке чернично-брусничном // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1646—1652. — *Маслов А. А.* О совместном применении метода блоков и метода главных компонент для анализа мозаичности лесных сообществ. 3. Идентификация осей фитоценотическими факторами // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 3. С. 89—95. — *Норин Б. Н.* Некоторые вопросы теории фитоценологии. Ценотическая система, ценотические отношения, фитогенное поле // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 9. С. 1161—1174. — *Норин Б. Н.* Структурно-функциональная организация фитоценозов // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 4. С. 525—536. — *Плотников В. В.* Эволюция структуры растительных сообществ. М.: Наука, 1979. 275 с. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 384 с. — *Самойлов Ю. И.* Структура фитогенного поля на примере одиночных дубов *Quercus robur* (*Fagaceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 8. С. 1022—1034. — *Самойлов Ю. И.* Характеристика воздействия одиночных деревьев дуба (*Quercus robur* L.) на травяной покров луга // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 5. С. 112—125. — *Фаликов Л. Д.* Модель размещения и сопряженности древесных видов в фитоценозе дубравы // Биота основных геосистем центральной лесостепи. М., 1976. С. 109—122. — *Ястребов А. Б.* Влияние ив на травянистый покров луга // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 4. С. 476—486. — *Ястребов А. Б.* Методы изучения мозаичности растительного покрова с применением ЭВМ. Л.: Изд-во ЛГУ, 1991. 200 с. — *Ястребов А. Б., Лычаная Н. В.* Исследование фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 5. С. 78—92. — *Austin M. P., Greig-Smith P.* The application of quantitative methods to vegetation survey. II. Some methodological problems of data from rain forest // J. Ecol. 1968. Vol. 56. N 3. P. 827—844. — *Austin M. P., Orloci L.* Geometric models in ecology. II. An evaluation of some ordination techniques // J. Ecol. 1966. Vol. 54. N 1. P. 217—227. — *Nichols S.* On the interpretation of principal component analysis in ecological contexts // Vegetatio. 1977. Vol. 34. N 3. P. 191—197. — *Noy-Meir I., Walker D., Williams W. T.* Data transformations in ecological ordination. II. On the meaning of data standartization // J. Ecol. 1975. Vol. 63. N 3. P. 779—800. — *Ter Braak C. J. F.* Principal components biplots and alpha and beta diversity // Ecology. 1983. Vol. 64. N 3. P. 454—462. — *Wu H., Sharpe P. J. H., Walker J., Pentridge L. K.* Ecological field theory: a spatial analysis of resource interference among plants // Ecol. Model. 1985. Vol. 29. N 1-4. P. 215—243.

Санкт-Петербургский государственный университет

Получено 20 XI 1992

SUMMARY

The hypothesis of additivity of tree influence field interaction in lichen-moss pine forests of Leningrad region and Karelia is tested. A new method to evaluate the influence field intensity is proposed. The interference of influence fields may be described by the hypothesis of second order additivity, that is influence field may be described with two indices of intensity — of first and second orders. The intensity of first order has a maximum at 20 cm from the tree trunk, and then decreases smoothly with increasing distance from the trunk. It increases as the size of influencing tree increases. This intensity may be connected with shading. The second order of intensity has a maximum near the trunk and then drops sharply. It represents the influence of rain diminuation under crowns, leaf-fall, and direct influence of the trunk. Both intensities are additive, that is they may be summed when influence fields interfere. In Karelia, first order of intensity is more important, but in Leningrad region, second order of intensity is so.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.133.1 : 582.29

И. А. Шапиро

ВЛИЯНИЕ СЕРНИСТОГО АНГИДРИДА НА СОДЕРЖАНИЕ АЗОТА И ПЕРОКСИДАЗНУЮ АКТИВНОСТЬ У ЛИШАЙНИКОВ

I. A. SHAPIRO. THE EFFECT OF SULPHUR DIOXIDE ON THE NITROGEN CONTENT AND PEROXIDASE ACTIVITY IN LICHENS

Изучалось влияние атмосферного загрязнения в районе Костомукшского горно-обогатительного комбината на содержание азотистых веществ в слоевище лишайников. Вид *Peltigera aphthosa* с *Nostoc* в цефалодиях интенсивнее реагировал на эмиссию комбината, чем виды *Hypogymnia physodes* и *Platismatia glauca*. Представлены результаты экспериментов по воздействию растворенного в воде сернистого ангидрида на содержание общего и белкового азота и на активность пероксидазы у *Peltigera aphthosa* и *Hypogymnia physodes*. Заметное уменьшение запасов азота происходило только под влиянием высоких концентраций двуокиси серы и при ее длительном воздействии. Пероксидаза, напротив, реагировала повышением активности на кратковременное воздействие слабых растворов сернистого ангидрида.

Лишайники широко используются как биоиндикаторы в экологическом мониторинге, поскольку многие из них проявляют высокую чувствительность к загрязнению атмосферы. Вопрос о физиологических и биохимических изменениях, происходящих в лишайниковом слоевище под влиянием загрязнения, представляет большой теоретический и практический интерес.

В работе исследуется изменение такого жизненно важного фактора, как содержание азотистых соединений в слоевищах лишайников, собранных в окр. Костомукшского горно-обогатительного комбината (ГОК) в Карелии. Наблюдения за лихенофлорой этого региона проводятся в рамках договора о содружестве между Институтом леса АН Карелии и Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова РАН.

Поскольку главным газообразным загрязнителем воздушного бассейна Костомукши является двуокись серы, возник вопрос о влиянии этого газа на содержание азота в лишайниках. В предыдущей работе (Шапиро, Нифонтова, 1991) было показано ингибирующее действие сернистого газа на активность фермента нитратредуктазы у лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. Однако в течение эксперимента, проводившегося в замкнутой системе без циркуляции воздуха, газ частично оседал на влажные стенки сосуда и выходил из реакции. Поэтому в настоящей работе применяли опрыскивание лишайниковых слоевищ растворенным в воде сернистым ангидридом, что до некоторой степени имитировало действие «кислого» дождя.

Помимо определения азотных запасов в слоевищах, исследовали активность пероксидазы, известной как «аварийный» фермент растений, быстро реагирующий в любых стрессовых ситуациях.

Материал и методика

Объектом исследования служили 3 листоватых лишайника — эпигейный вид *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. и эпифиты *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. и *Platismatia glauca* (L.) C. Culb. et W. Culb. Образцы были собраны летом 1990 и 1991 г. на пробных площадях, заложенных на разном расстоянии от ГОК по линии преобладающих зимне-летних ветров с юго-запада на северо-восток, в ряду сосняков черничных на песчаных подзолах. В экспериментах по влиянию растворов SO_2 использовали лишайники *Peltigera aphthosa* и *Hypogymnia physodes*, собранные в сентябре 1991 г. в пос. Ушково, в окр. Санкт-Петербурга, в смешанном лесу.

Перед проведением опыта лопасти пельтигеры очищали от почвы и мха, промывали водопроводной водой и высушивали, розетки гипогимнии после очистки от коры не промывали. Лишайники раскладывали в один слой на открытые, заранее простерилизованные чашки Петри, и в течение всего опыта они находились в вегетационной камере при температуре 10 ± 2 °С и смене освещения 1200 лк (8 ч) и темноты (16 ч). Материал ежедневно опрыскивали до полного увлажнения свежеприготовленными растворами SO_2 разной концентрации. Сернистый ангидрид получали в модифицированном аппарате Киппа, действуя соляной кислотой на сульфит натрия. Газ, осушенный концентрированной серной кислотой, пропускали в определенный объем дистиллированной воды. Количество двуокиси серы, растворившейся в воде, определяли по увеличению веса.

Количество азота в лишайнике определяли полумикрометодом Кьельдаля. Белки осаждали по методу Барнштейна (Ермаков и др., 1952). Активность пероксидазы определяли методом Бояркина (Гавриленко и др., 1975).

Повторность определений 6—8-кратная. На рисунках и в таблице приведены средние значения ± стандартная ошибка. Данные статистически достоверны при доверительном уровне критерия Стьюдента 99.9%. Случаи более низкого уровня критерия оговариваются в примечании.

Результаты и их обсуждение

Влияние эмиссии Костомукшского ГОК на содержание азотистых веществ в слоевищах лишайников показано на рис. 1. Напочвенный лишайник *Peltigera aphthosa*, содержащий в цефалодиях цианобактерию *Nostoc* и способный фиксировать атмосферный азот, имел около 30 мг азота на 1 г сух. массы, причем 72—74% этого количества приходилось на белковый азот. Этот вид сильнее всего реагировал на атмосферное загрязнение: в 4 км от ГОК количество общего азота в слоевище составило 94% от его содержания в чистом районе (22 км от ГОК, заповедник), а в непосредственной близости от комбината снизилось до 90%. Доля белкового азота оставалась на всех площадях постоянной. В течение 1 года (с 1990 до 1991) общее количество азота у пельтигеры, росшей вблизи комбината, снизилось до 79%, а доля белкового азота немного возросла и составила 80% от общего.

Эпифитные лишайники *Hypogymnia physodes* и *Platismatia glauca* значительно беднее азотистыми веществами: их слоевища содержат около 8 мг азота на 1 г сух. массы, причем примерно 60% приходится на белковый азот. У лишайников, собранных в загрязненных районах (у берега хвостохранилища и в 0.5 км от ГОК), количество общего азота снизилось лишь на 2—3% по сравнению с таковым у лишайников, собранных в заповеднике.

Для изучения влияния сернистого ангидрида на количество азотистых веществ в слоевище лишайник *Peltigera aphthosa* опрыскивали растворами SO_2 в концентрациях 5, 500 и 5000 ppm в течение 24 сут. Как видно из рис. 2, под влиянием

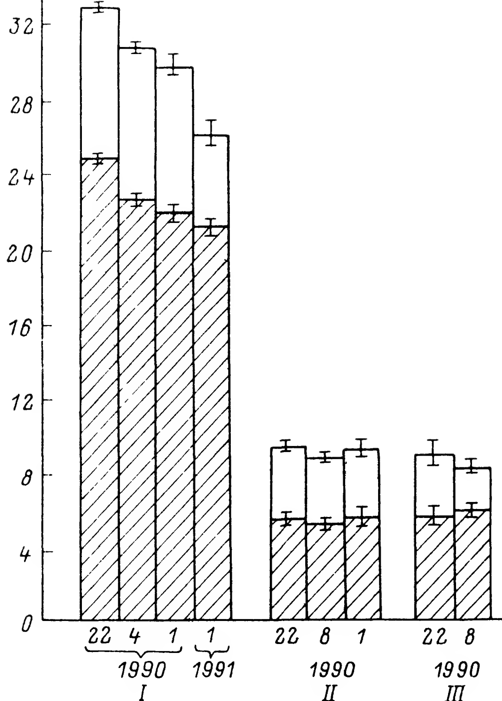


Рис. 1. Влияние Костомукшского горно-обогатительного комбината на содержание азота в слоевищах лишайников.

I — *Peltigera aphthosa*, *II* — *Platismatia glauca*, *III* — *Hypogymnia physodes*. Заштрихованная часть столбиков — доля белкового азота в общем его количестве. По оси абсцисс — расстояние от ГОК, км, и год сбора; по оси ординат — количество азота, мг/г сух. массы.

слабого раствора двуокиси серы (5 ppm) общее содержание азота в талломе пельтигеры по существу не изменилось. При обработке раствором в концентрации 500 ppm к концу эксперимента произошло снижение запасов азота в слоевище на 16.5%, а в концентрации 5000 ppm — на 17% по сравнению с исходным уровнем. Количество белкового азота изменилось незначительно. Вследствие этого при обработке концентрированными растворами загрязнителя доля белков в общих азотных запасах пельтигеры повысилась с 70 до 84—86%.

Как видно из рис. 3, опрыскивание *Hypogymnia physodes* растворами сернистого газа в концентрации 50 ppm вызвало за 20 дней снижение общего количества азота на 27% от контроля, который опрыскивали водой. При обработке раствором SO_2 в концентрации 500 ppm уже через 10 дней наблюдалось 15%-е снижение количества азота, и до конца эксперимента дальнейших изменений не произошло.

Белковый и аминокислотный метаболизм в организме может меняться под действием SO_2 на двух уровнях. Во-первых, сульфит может ингибировать белковый синтез, воздействуя на молекулы нуклеиновых кислот. Во-вторых, под влиянием сульфита меняется активность ряда ферментов белкового обмена (Jäger, Klein, 1980). Кроме того, сернистый ангидрид легко разрушает клеточные мембраны и, действуя как акцептор или донор электронов, препятствует нормальному транспорту метаболитов (Malhotra, Hocking, 1976).

Используя метод включения меченых соединений в белковую фракцию, C. von Arb с соавт. (1990) наблюдали сокращение синтеза белка под влиянием сернистого газа у лишайника *Parmelia sulcata* Taylor, а S. Malhotra и A. Khan (1983) — у *Evernia mesomorpha* Nyl. По данным N. Kardish с соавт. (1987), у лишайника *Ramalina duriaei* (De Not.) Bagl. под действием промышленных загрязнений снижалась концентрация аденозинтрифосфата (АТФ). Уменьшение количества АТФ в клетках лишайникового фотобионта *Trebouxia* при инкубации на растворах Na_2SO_3 наблюдали M. Köck и D. Schlee (1981). Поскольку аденозинфосфаты играют огромную роль в обмене веществ живой клетки и служат источником энергии для синтетических процессов, уменьшение их количеств может быть еще одной причиной снижения белковых запасов.

Количество азотистых соединений у цианобактерий и цианофильных лишайников может снижаться под влиянием SO_2 вследствие падения активности фермента нитрогеназы, катализирующего фиксацию атмосферного азота (Hällgren, Huss, 1975). Отсюда, по-видимому, и явление большей чувствительности к сернистому газу цианофильных лишайников по сравнению с видами, содержащими зеленый фотобионт, на что указывает T. Hallingbäck (1991).

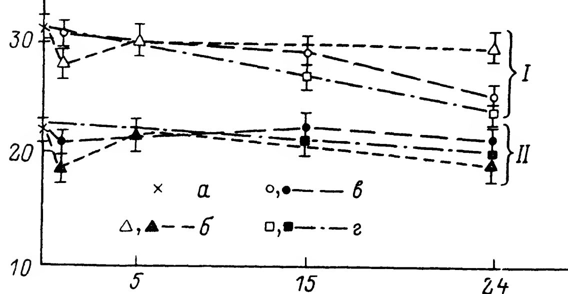


Рис. 2. Действие сернистого ангидрида на содержание азота в слоевищах *Peltigera aphthosa*.

I — общий азот, *II* — белковый азот; *а* — исходное количество; опрыскивание раствором SO_2 в концентрации, ppm: *б* — 5, *в* — 500, *г* — 5000. По оси абсцисс — время эксперимента, дни; по оси ординат — количество азота, мг/г сух. массы.

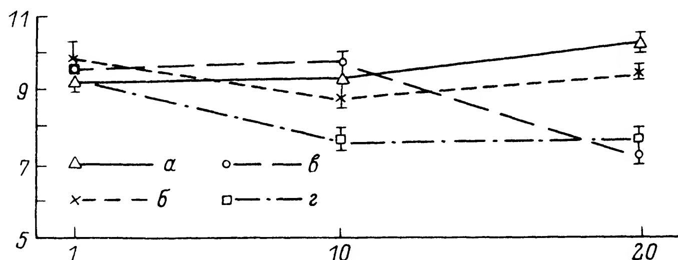


Рис. 3. Действие сернистого ангидрида на содержание общего азота в слоевищах *Hypogymnia physodes*.

Опрыскивание: *а* — водой; *б*—*г* — раствором SO_2 в концентрации, ppm: *б* — 5, *в* — 50, *г* — 500. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

По нашим данным, лишайник *Peltigera aphthosa* с цианобактерией в цефалодиях интенсивнее реагировал на эмиссию горно-обогатительного комбината, чем *Hypogymnia physodes*. В то же время на индивидуальное воздействие растворов SO_2 в лабораторных условиях оба лишайника реагировали достаточно активно.

Более сильное и быстрое действие сернистого газа в эксперименте по сравнению с суммой загрязнителей воздушного бассейна Костомукшского комбината, по-видимому, объясняется тем, что опытные концентрации двуокиси серы превышали ее концентрацию в природе. Другая причина этого различия может заключаться в кислотности растворов, которыми опрыскивали слоевища. Известно ингибирующее действие повышенной кислотности растворов на нитрогеназу (Denison et al., 1977; Fritz-Sheridan, 1985) и нитратредуктазу (Шапиро, 1987). В выбросах комбината подкисляющее действие SO_2 могло нейтрализоваться катионами металлов, чего не происходило в лабораторных опытах. Наконец, присутствие окислов азота в выбросах комбината могло до некоторой степени компенсировать потери азота в лишайниках, вызванные влиянием двуокиси серы.

Особый интерес вызывает тот факт, что количество белкового азота в слоевищах *Peltigera aphthosa* при обработке растворами сернистого ангидрида изменялось меньше, чем общее содержание азотистых веществ. Это подтверждает известную концепцию «физиологической буферности» лишайников (Farrar, 1976), согласно которой эти организмы способны сохранять свои белковые запасы в экстремальных условиях. Подобно тому как при внезапном смачивании из талломов в первую очередь вымываются растворимые соединения азота, так и воздействие загрязнителя отражается главным образом на величине небелковой фракции,

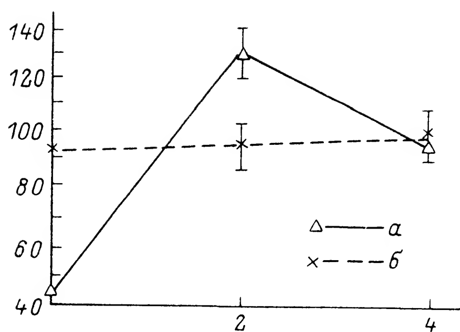


Рис. 4. Изменение пероксидазной активности у *Peltigera aphthosa* в первые часы после действия SO_2.

Опрыскивание: *а* — водой, *б* — раствором SO_2 в концентрации 5 ppm. По оси абсцисс — время после обработки, ч; по оси ординат — активность пероксидазы, единицы.

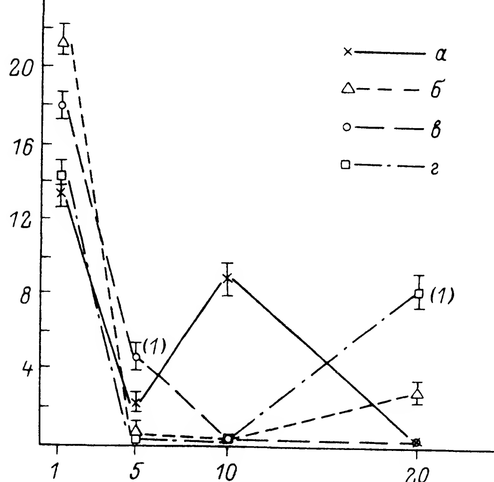


Рис. 5. Действие сернистого ангидрида на пероксидазную активность у *Hypogymnia physodes*.

Опрыскивание: *а* — водой; *б*—*г* — раствором SO_2 в концентрации, ppm: *б* — 5, *в* — 50, *г* — 500. По оси абсцисс — время эксперимента, дни; по оси ординат — активность пероксидазы, единицы. (*1*) — доверительный уровень критерия Стьюдента 95%.

Целью следующего эксперимента было выяснение влияния сернистого газа на активность фермента пероксидазы. Этот полифункциональный фермент известен тем, что его активность возрастает в условиях самых разнообразных стрессов.

Слоевища *P. aphthosa* опрыскивали раствором SO_2 в концентрации 5 ppm. Активность пероксидазы определяли непосредственно после обработки, через 2 и 4 ч после нее. Активность фермента возросла в 2 раза по сравнению с контролем сразу после опрыскивания, а затем оставалась неизменной в течение 4 ч (рис. 4). Однако длительные экспозиции при обработке растворами в концентрациях 50 и 500 ppm вызвали снижение пероксидазной активности у *P. aphthosa* (см. таблицу). В то же время в контрольных слоевищах, которые опрыскивали водой, активность фермента оставалась в течение опыта достаточно высокой. Под влиянием слабого раствора (5 ppm) активность фермента повысилась к концу опыта, однако не достигла уровня контроля.

Воздействие сернистого ангидрида на слоевища *Hypogymnia physodes* (рис. 5) в течение первых суток вызвало всплеск активности пероксидазы, причем чем ниже была концентрация загрязнителя в растворе, тем выше поднялась активность фермента по сравнению с контролем, а именно опрыскивание раствором в концентрации 5 ppm повысило активность пероксидазы на 59%, в концентрации 50 ppm — на 32%, а в концентрации 500 ppm — всего на 6%. Однако после 5-дневного опрыскивания активность пероксидазы упала почти до нуля во всех вариантах, а затем изменялась не очень значительно.

Пероксидазы лишайников до сих пор не исследовались, было лишь показано (Георгиев и др., 1977), что у низших растений активность пероксидазы ниже, чем у цветковых. Обнаруженное нами повышение активности фермента на самых начальных этапах воздействия сернистого ангидрида очень характерно. Пероксидазы растений изменяют активность при экстремальных низких и высоких температурах, при солевом стрессе и воздействии сернистого газа и озона. Влияние биотических факторов — патогенов также отражается на активности пероксидазы (Савич, 1989).

Действие сернистого ангидрида на пероксидазную активность у *Peltigera aphthosa* (активность фермента в условных единицах)

Обработка слоевищ	Длительность обработки, сут				
	1	5	10	15	24
Опрыскивание водой (контроль)	249.20±0.00	233.10±16.33	229.70±30.34*	249.80±17.07	250.60±8.56
Опрыскивание раствором в концентрациях, ppm:					
5	200.70±18.68	185.30±9.68	179.70±6.85	243.70±16.93	238.90±12.10
50	238.33±11.15	223.10±11.36	233.70±11.54	103.80±10.10	7.81±1.15*
500	228.10±15.73	215.00±15.68	132.20±6.66	47.10±11.86**	13.6±1.15

Примечание. * Доверительный уровень критерия Стьюдента 99%. ** Доверительный уровень критерия Стьюдента 95%.

Снижение пероксидазной активности в результате длительного опрыскивания растворами двуокиси серы в нашем опыте можно сопоставить с ингибированием пероксидазы хрена под действием 10^{-4} *M* SO_3^{-2} в кислых средах (Malhotra, Hocking, 1976).

Выводы

Проведенные исследования показывают большую устойчивость к сернистому газу такого биохимического признака лишайников, как содержание азотистых веществ, причем особенно постоянным оказалось количество белкового азота в слоевище. Ощутимое уменьшение запасов азота происходило лишь под влиянием высоких концентраций двуокиси серы и при длительном воздействии загрязнителя.

Пероксидаза, наоборот, отвечала повышением активности на кратковременное опрыскивание слабыми растворами сернистого ангидрида. Это позволяет по-разному использовать названные показатели в качестве критериев при экологическом мониторинге территорий, подверженных антропогенному влиянию. Если снижение количества азота указывает на длительное действие загрязнения, то повышение пероксидазной активности может свидетельствовать о его начальных стадиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гавриленко В. Ф., Ладыгина М. Е., Хандобина Л. М. Большой практикум по физиологии растений. М.: Высшая школа, 1975. 392 с. — *Георгиев Г. Х., Бакерджиева Н. Т., Георгиев Г. И.* Активность пероксидазы у растений, занимающих разное филогенетическое положение // Физиол. раст. 1977. Т. 24. Вып. 1. С. 97—102. — *Ермаков А. И., Арасимович В. В., Смирнова-Иконникова М. И., Мурри И. К.* Методы биохимического исследования растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1952. 520 с. — *Савич И. М.* Пероксидазы — стрессовые белки растений // Усп. совр. биол. 1989. Т. 107. № 3. С. 406—417. — *Шапиро И. А.* Действие лишайниковых веществ на нитратредуктазную активность у лишайника *Lobaria pulmonaria* // Физиол. раст. 1987. Т. 34. Вып. 2. С. 314—318. — *Шапиро И. А., Нифонтова М. Г.* Действие сернистого газа и γ-излучения на нитратредуктазную активность у лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. // Экология. 1991. № 3. С. 47—51. — *Von Arb C., Mueller C., Ammann K., Brunold C.* Lichen physiology and air pollution. II. Statistical analysis of the correlation between SO_2, NO_2, NO and O_3, and chlorophyll content, net photosynthesis, sulphate uptake and protein synthesis of *Parmelia sulcata* Taylor // New Phytol. 1990. Vol. 115. N 3. P. 431—437. — *Denison R., Caldwell B., Bormann B.* et al. The effects of acid rain on nitrogen fixation in Western Washington coniferous forests // Water, Air and Soil Pollution. 1977. Vol. 8. N 1. P. 21—34. — *Farrar J. F.* Ecological physiology of the lichen *Hypogymnia physodes*. II. Effects of wetting and drying cycles and the concept of «physiological buffering» // New Phytol. 1976. Vol. 77. N 1. P. 105—113. — *Fritz-Sheridan R. P.*

Impact of simulated acid rains on nitrogenase activity in *Peltigera aphthosa* and *P. polydactyla* // Lichenolog. 1985. Vol. 17. N 1. P. 27—31. — *Hällgren J.-E.*, *Huss K.* Effects of SO_2 on photosynthesis and nitrogen fixation // Physiol. Plant. 1975. Vol. 34. N 2. P. 171—176. — *Hallingbäck T.* Luftföroreningar och gödsling — ett not mot blagrönalger och lavar med blagrönalger // Svensk Bot. Tidskr. 1991. Bd 85. H. 2. S. 87—104. — *Jäger H. J.*, *Klein H.* Biochemical and physiological effects of SO_2 on plants // Angew. Bot. 1980. Bd 54. H. 5/6. S. 337—348. — *Kardish N.*, *Ronen R.*, *Bubrick P.*, *Garty J.* The influence of air pollution on the concentration of ATP and on chlorophyll degradation in the lichen, *Ramalina duriaei* (De Not.) Bagl. // New Phytol. 1987. Vol. 106. N 4. P. 697—706. — *Köck M.*, *Schlee D.* Effect of sulphite on adenine nucleotides of the green alga *Trebouxia* // Phytochem. 1981. Vol. 20. N 9. P. 2089—2092. — *Malhotra S. S.*, *Hocking D.* Biochemical and physiological effects of sulphur dioxide on plant metabolism // New Phytol. 1976. Vol. 76. N 2. P. 227—237. — *Malhotra S. S.*, *Khan A. A.* Sensitivity to SO_2 of various metabolic processes in an epiphytic lichen, *Evernia mesomorpha* // Biochem. Physiol. Pflanzen. 1983. Bd 178. H. 2/3. S. 121—130.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 29 IX 1992

УДК 582.29(235.32)

Ю. В. Котлов

АНАЛИЗ ЛИХЕНОФЛОРЫ ВЕРХНЕКОЛЫМСКОГО НАГОРЬЯ

Yu. V. KOTLOV. THE ANALYSIS OF THE UPPER KOLYMA UPLAND LICHEN FLORA

В результате проведенного анализа выяснено, что в лихенофлоре Верхнеколымского нагорья преобладают арктоальпийский, бореальный и гипоарктомонтанный поясно-зональные элементы. Из долготных элементов наиболее многовидовыми являются голарктический и мультирегиональный. Большая часть видов лихенофлоры Верхнеколымского нагорья связана в своем распространении с каменистыми субстратами. Несколько меньшее число лишайников было отмечено на почве. Почти половина всех видов изученной лихенофлоры обладает накипными талломами.

Верхнеколымское нагорье расположено в верховьях р. Колымы между юго-восточными отрогами горной системы Черского и хр. Сарычева (Тас-Кыстабыт); оно почти целиком сложено песчаниками, алевритовыми и глинистыми сланцами. Магматические породы представлены батолитовыми телами, образованными гранитоидами (Хворостова, 1970). Климат Верхнеколымского нагорья континентальный и исключительно суровый. Осадков мало — 230—300 мм в год (Клюкин, 1960). В гольцовом поясе (выше 1000—1200 м над ур. м.) преобладают щебнистые осыпи и скалы. Разнообразные горные тундры занимают гребни хребтов и вершины горных гряд. В подгольцовом поясе (800—1200 м над ур. м.) на северных склонах преобладают лиственничные редколесья, на южных склонах и низких водоразделах — заросли кедрового стланика. В речных долинах развиваются элементы лесного пояса. На сухих щебнистых гребнях и южных склонах встречаются растительные группировки ксерофитного облика.

В настоящее время для лихенофлоры Верхнеколымского нагорья известно 315 видов лишайников, относящихся к 81 роду (Котлов, 1990). Роды, имеющие уровень видового богатства выше среднего, содержат в своем составе 205 видов, что составляет 65.1% от общего числа видов лихенофлоры (табл. 1).

Важнейшей задачей анализа флоры является выделение в ее составе групп видов, имеющих сходные современное распространение и центры массовости в пределах природных зон и регионов. Анализ географической структуры приобретает особенно важное значение, в связи с тем что лишайники в силу своей эволюционной консервативности в большей степени, чем высшие сосудистые растения, сохраняют историческую связь с растительно-климатическими зонами, являющимися центрами их происхождения. Лихенофлора Верхнеколымского на-

ТАБЛИЦА 1

Ведущие по числу видов роды лихенофлоры Верхнеколымского нагорья

Род	Место во флоре	Число видов	
		абсолютное	в % от общего числа видов
Cladonia Hill. ex Browne	1	55	17.5
Rhizocarpon Ramond ex DC.	2	23	7.3
Lecanora Ach.	3—4	13	4.1
Stereocaulon Hoffm.	3—4	13	4.1
Cetraria Ach.	5—7	12	3.8
Lecidea Ach.	5—7	12	3.8
Umbilicaria Hoffm.	5—7	12	3.8
Pertusaria DC.	8	10	3.2
Peltigera Willd.	9	9	2.9
Melanelia Essl.	10—11	7	2.2
Rinodina (Ach.) Gray	10—11	7	2.2
Aspicilia Massal.	12—13	6	1.9
Cladina (Nyl.) Norm.	12—13	6	1.9
Buellia De Not.	14—17	5	1.6
Candelariella Müll. Arg.	14—17	5	1.6
Hypogymnia (Nyl.) Nyl.	14—17	5	1.6
Porpidia Koerb.	14—17	5	1.6
Всего		205	65.1

ТАБЛИЦА 2

Распределение видов лихенофлоры Верхнеколымского нагорья по географическим элементам

Поясно-зональные элементы	Долготные элементы						Всего
	мультирегиональный	голарктический	амфиберингийский	евразиатский	сибирский	дальневосточный	
Арктоальпийский	28	75	15	3	1	—	122
Гипоарктомонтанный	29	35	5	2	1	1	73
Арктобореальный	18	6	—	—	—	—	24
Бореальный	42	27	6	—	3	1	79
Бореально-неморальный	2	2	—	—	—	—	4
Неморальный	2	2	—	1	—	—	5
Аридный	5	3	—	—	—	—	8
Всего	126	150	26	6	5	2	315

горья включает в себя представителей 7 географических элементов, выделенных на поясно-зональной основе (поясно-зональные элементы): арктоальпийский, гипоарктомонтанный, арктобореальный, бореальный, бореально-неморальный, неморальный, аридный; 6 элементов, выделенных на основе их долготного распределения (долготные элементы): мультирегиональный (объединяет виды, обитающие как в Голарктике, так и за ее пределами), голарктический, амфиберингийский, евразиатский, сибирский и дальневосточный (табл. 2).

Арктоальпийский элемент объединяет виды лишайников, связанные в своем распространении с Арктикой, Антарктикой и высокогорными районами земного шара. Из числа ведущих родов лихенофлоры Верхнеколымского нагорья наибольший процент арктоальпийских лишайников содержится в родах *Pertusaria* (8 видов, или 80% от числа видов рода, представленных в лихенофлоре), *Cetraria*, *Umbilicaria* (по 9 видов, или по 75%), *Aspicilia* (3 вида, или 50%), *Rhizocarpon* (11 видов, или 47.8%), *Stereocaulon* (6 видов, или 46.1%), *Lecidea* (5 видов, или 41.7%), *Lecanora* (4 вида, или 30.8%) и *Cladonia* (8 видов, или 14.5%).

Среди арктоальпийских лишайников преобладают накипные (62 вида) и эпилитные (68). Выяснение истории формирования арктоальпийского элемента на исследуемой территории в значительной мере затруднено наличием непосредственного контакта Арктики с горными сооружениями Северо-Восточной Азии, что, без сомнения, способствовало обмену видами между этими регионами и предоставляло арктическим видам возможность переживания неблагоприятных условий ледникового периода в горах Северо-Восточной Сибири, где оледенение носило горно-долинный (не такой разрушительный) характер.

К гипоарктомонтанному элементу относятся виды, распространение которых связано с гипоарктической областью, а также с нижними частями высокогорного и верхними частями горно-лесного поясов горных систем земного шара. Из числа многовидовых родов лихенофлоры наибольший процент гипоарктомонтанных лишайников содержат роды *Hypogymnia* (3 вида, или 60% от числа известных для лихенофлоры видов рода), *Cladonia* (20 видов, или 36.4%), *Lecidea*, *Umbilicaria* (по 3 вида, или по 25%) и *Rhizocarpon* (4 вида, или 17.4%). Большинство гипоарктомонтанных лишайников Верхнеколымского нагорья связано с почвой (33 вида), несколько меньше — с каменистыми субстратами и растительными остатками (по 22 вида). Из биоморфологических элементов наибольшим числом видов здесь представлены организмы с листоватыми талломами (23 вида). Вопросы, связанные с историей формирования и самим существованием гипоарктомонтанного элемента у лишайников, достаточно дискуссионны. Возможно, этот элемент образован частью бореальных видов, которые смогли найти экологический оптимум в условиях Субарктики. Причем в первую очередь к более суровым условиям адаптировались лишайники, обитавшие в хвойных лесах в нижнем ярусе на почве.

Арктобореальный элемент содержит виды, широко распространенные в Арктике, Антарктике, хвойных лесах Голарктики, холодноумеренных областях южного полушария, а также в высокогорьях и горных хвойных лесах. Большинство представителей этого элемента в лихенофлоре Верхнеколымского нагорья обитает на камнях (11 видов), на почве (12) и имеет накипную жизненную форму (10 видов).

К бореальному элементу относятся лишайники, имеющие центры массовости в бореальной зоне, холодноумеренных областях южного полушария и в горных хвойных лесах. Наибольший процент бореальных видов лишайников содержится в родах *Buellia* (4 вида, или 80% от числа видов рода, представленных в лихенофлоре), *Melanelia*, *Rinodina* (по 3 вида, или по 42.9%), *Cladonia* (21 вид, или 38.2%), *Rhizocarpon* (7 видов, или 30.4%), *Lecanora* и *Stereocaulon* (по 3 вида, или по 23.1%). Виды бореального элемента на исследуемой территории более или менее равномерно распределяются по основным типам субстрата, за исключением мохового, где их выявлено значительно меньше. Среди бореальных лишайников больше всего организмов с накипной жизненной формой (40 видов). По сравнению с арктоальпийским и гипоарктомонтанным элементами бореальный элемент является менее измененным дериватом аркто-третичной лихенофлоры. Образующие его виды ведут свое происхождение от этой лесной мезофильной флоры и через нее — нередко от тропических лихенофлор (Окснер, 1946; Макаревич, 1964; Голубкова, 1983).

Бореально-неморальный элемент включает в себя виды, широко распространенные в широколиственных и хвойных лесах и в соответствующих поясах гор земного шара. В лихенофлоре Верхнеколымского нагорья этот элемент представлен *Lecanora expallens* Ach, *Parmelia sulcata* Tayl., *Physcia aipolia* (Ehrh. ex Humb.) Fürnr. и *Rinodina archaea* (Ach.) Arn. Все бореально-неморальные лишайники исследуемой лихенофлоры (листоватые или накипные) — в основном эпифитные виды.

К неморальному элементу относятся лишайники, распространение которых связано с широколиственными лесами земного шара. В лихенофлоре

Верхнеколымского нагорья из 5 неморальных видов (*Candelariella xanthostigma* (Ach.) Lett., *Cladonia parasitica* (Hoffm.) Hoffm., *Hypotrachyna revoluta* (Flk.) Hale, *Melaspilea gibberulosa* (Ach.) Zw. и *Phaeocalicium populneum* (Duby) A. Schmidt) 4 обитают на коре деревьев и кустарников. Группа неморальных лишайников — наименее измененный дериват аркто-третичной флоры, существовавшей на изучаемой территории до конца плиоцена (Криштофович, 1945). Эта флора была в основном представлена лесами из широколиственных и субтропических хвойных пород. Нижний ярус был образован различными видами трав и папоротников. Лишайники, по-видимому, практически не участвовали в сложении нижнего яруса, а обитали на коре деревьев. Эти древние черты неморальный элемент лихенофлоры Верхнеколымского нагорья сохранил до настоящего времени.

Аридный элемент объединяет виды лишайников, обитающих в засушливых областях (степях и полупустынях) земного шара. В лихенофлоре нагорья этот элемент представлен главным образом накипными и эпилитными видами: *Acarospora veronensis* Massal., *Caloplaca arenaria* (Pers.) Müll. Arg., *Cladonia pocillum* (Ach.) O. Rich., *Lecanora dispersa* (Pers.) Sommerf., *Lecidea tessellata* Flk., *Psora rubiformis* (Ach.) Hook., *Xanthoparmelia taractica* (Krempelh.) Hale и *Xanthoria elegans* (Link) Th. Fr. Аридный элемент — единственный миграционный поясно-зональный элемент лихенофлоры. Ксерофитно-степная флора, дериватом которой он является, начиная со второй половины миоцена существовала в Центральной Азии и примыкающей к ней части Южной Сибири (Грубов, 1963). На изучаемой территории аридный элемент, по-видимому, начал складываться в эпоху межледниковий — в криоаридные интервалы среднего и позднего плейстоцена как компонент тундрово-степных ландшафтов (Лавренко, 1954; Юрцев, 1961).

В исследуемой лихенофлоре было выделено 4 основных биоморфологических элемента: накипные, листоватые, шиловидные и кустистые лишайники. При анализе выявлено преобладание лишайников с накипной жизненной формой (145 видов, или 46% от общего числа видов лихенофлоры). Значительно меньшая роль во флоре принадлежит листоватым лишайникам (71 вид, или 22.5%). Беднее всего представлены лишайники с шиловидными (50 видов, или 15.9%) и кустистыми (49 видов, или 15.6%) талломами.

На изучаемой территории были выделены 5 основных типов природного субстрата обитания лишайников и соответственно 5 групп видов, встречающихся на этих субстратах. В лихенофлоре преобладают эпилитные лишайники (132 вида, или 41.9% от общего числа видов). Несколько меньше лишайников, обитающих на почве (120 видов, или 38.1%). На растительных остатках было отмечено 70 видов (22.2%). Наименьшим числом характеризуются лишайники, развивающиеся на коре деревьев и кустарников (52 вида, или 16.5%), на мхах (46 видов, или 14.6%). Характерной особенностью лишайников является их способность переходить с одного субстрата на другой. Здесь открывается возможность для анализа широты субстратно-экологической амплитуды различных видов (или групп видов), их эволюции в направлении освоения ими новых субстратов как при исторических изменениях растительно-климатических условий, так и при расселении видов (или групп видов) за пределы широтных зон и высотных поясов, с которыми они связаны своим происхождением. Из поясно-зональных элементов лихенофлоры Верхнеколымского нагорья наиболее широкую субстратно-экологическую амплитуду имеют представители бореально-неморального элемента, несколько меньшую — неморальные лишайники. Причем бореально-неморальные виды (например, *Parmelia sulcata* и *Rinodina archaea*) переходят с типичного для них субстрата — коры деревьев и кустарников — на моховой и каменистый субстрат, а неморальные (например, *Hypotrachyna revoluta* и *Cladonia parasitica*) — на почву и растительные остатки. Как и следовало ожидать, виды с широкими (мультирегиональным и голарктическим) типами

ареалов имеют и наиболее широкую субстратно-экологическую амплитуду. Случаи же перехода амфиберингийских, евразиатских, сибирских или дальневосточных лишайников с одного субстрата на другой на изучаемой территории чрезвычайно редки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубкова Н. С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л.: Наука, 1983. 247 с. — *Грубов В. И.* Ботанико-географическое районирование Центральной Азии // Растения Центральной Азии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 10—69. — *Клюкин Н. К.* Климатический очерк Северо-Востока СССР. М.: Гидрометеоиздат, 1960. 118 с. — *Котлов Ю. В.* Лишайники горных тундр Верхнеколымского нагорья // Тр. III Молодежн. конф. ботаников г. Ленинграда. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1990. № 5700-В. Ч. 1. С. 187—201. — *Криштофович А. Н.* Происхождение и развитие мезозойской флоры // Тр. Юбилейной сессии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1945. С. 95—115. — *Лавренко Е. М.* Степи евразиатской степной области, их география, динамика и история // Вопр. ботаники. 1954. Вып. 1. С. 157—173. — *Макаревич М. Ф.* Анализ лихенофлоры Украинских Карпат: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1964. 32 с. — *Окснер А. Н.* Неморальный элемент в лихенофлоре советской Арктики // Матер. по истории флоры и растительности СССР. 1946. Вып. 2. С. 457—490. — *Хворостова З. М.* Геоморфология бассейна верховьев р. Колымы. Новосибирск: Наука, 1970. 198 с. — *Юрцев Б. А.* Американо-азиатские степные связи и вопрос о древнем континентальном элементе высокогорных флор Северо-Востока Сибири // Второе совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Л.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 24—27.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 7 V 1992

УДК 582.739.7 (479)

Ю. Р. Росков

AMORIA NIGRESCENS (*FABACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ КАВКАЗА

Yu. R. ROSKOV. *AMORIA NIGRESCENS* (*FABACEAE*), A NEW SPECIES FOR FLORA OF THE CAUCASUS

Экземпляры *Amoria nigrescens* (= *Trifolium nigrescens*) из Аджарии (М. Попов, 18 V 1939, BATU) являются новой находкой этого вида для флоры Кавказа. Впервые приводятся описание вида на русском языке, карта ареала и оригинальный рисунок.

В 1991 г. при работе с коллекцией Гербария Батумского ботанического сада (BATU) среди сборов *Amoria hybrida* (L.) C. Presl нами был обнаружен гербарный лист с растениями, собранными М. Г. Поповым на территории Аджарии, которые следует относить к средиземноморскому виду *A. nigrescens* (Viv.) Fourr. Ранее этот вид не приводился ни для флоры Грузии, ни для флоры Кавказа, ни для территории «Флоры СССР» в целом. Предшествующие указания M. Hossain (1961), а затем M. Zohary, D. Heller (1984) и D. Heller (1984) на его произрастание в Армении основаны, по-видимому, на своего рода недоразумении, т. е. цитировании старых гербарных этикеток, где Армения рассматривается не в современных государственных границах, а в исторических. На основании ревизии, проведенной нами в 1987—1991 гг., можно достоверно утверждать, что сборы *A. nigrescens* отсутствуют во всех презентативных гербариях флоры Кавказа: LE, MW, MHA, TBI, TGM, ERE, BAK и др. Ближайшие известные местонахождения этого вида в Турции, в вилайетах Van и Siirt (Zohary, 1970).

Данный вид относится к типовому подроду рода *Amoria* C. Presl (= *Trifolium* L., p. p.) и во флоре Кавказа наиболее близок к видам *A. angulata* (Waldst. et Kit.) C. Presl, *A. hybrida* (L.) C. Presl и *A. repens* (L.) C. Presl.

1. Стебли ползучие, укореняющиеся в узлах; прилистники белые, пленчатые, бесформенные . . . . *A. repens.*
— Стебли восходящие или прямостоячие, никогда не укореняющиеся в узлах; прилистники зеленые, треугольно-ланцетные или яйцевидные . . . . 2.
2. Цветоносы не превышают длину черешка прилежащего листа; зубцы листочка отчетливо выражены по всему краю; зубцы чашечки в 2 раза длиннее ее трубки, шиловидные; трубка чашечки с 5 жилками, заканчивающимися в вершинах зубцов; венчик превышает зубцы чашечки не более чем на 1/3 длины; флаг килевидно сложенный на протяжении всего периода цветения, с острой верхушкой и отчетливо выступающими жилками . . . *A. angulata.*
— Цветоносы в 2—3 раза длиннее черешка прилежащего листа; зубцы листочка отчетливо выражены либо в верхней, либо в нижней его части, но не по всему краю; зубцы чашечки короче трубки или равны ей, треугольные; трубка чашечки с 7—10 жилками, заканчивающимися как между зубцами, так и в их вершинах; венчик превышает зубцы чашечки более чем на 1/2 длины; флаг развернутый, с выемчатой или усеченной верхушкой и невыступающими, малозаметными жилками . . . . 3.
3. Многолетники; прилистники треугольно-ланцетные, постепенно суженные в прямую верхушку, 1.2—2.1 см дл.; листочки большей частью яйцевидной или овальной формы; зубцы более отчетливо выражены в нижней части листочка; соцветия 1.8—2.2 см в диам.; венчик почти в 2 раза превышает зубцы чашечки; семена более 1 мм в диам. . . . . *A. hybrida.*
— Однолетники; прилистники яйцевидные, резко суженные в изогнутое окончание, 0.4—0.7 см дл.; листочки от обратнояйцевидных до обратнотреугольных; зубцы отчетливо выражены в верхней части листочка; соцветия не превышают 1.5 см в диам.; венчик только на 1/2 длины превышает зубцы чашечки; семена менее 1 мм в диам. . . . . *A. nigrescens.*

Кроме этого, в гербарии *A. nigrescens* от *A. hybrida* отличается более светлым венчиком (цвета слоновой кости).

Amoria nigrescens (Viv.) Fourr. 1868, Ann. Soc. Linn. Lyon 16 : 362; Gandoger, 1885, Fl. Eur. 7 : 178. — *Trifolium nigrescens* Viv. 1808, Fl. Ital. Fragm. 1 : 12, tab. 13; Hossain, 1961, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 23, 3 : 466; Zohary, 1970, Fl. Turkey 3 : 396; Townsend, 1974, Fl. Irag, 3 : 187; Zohary, Heller, 1984, Gen. Trif. : 155; Heller, 1984, Fl. Iran. 2 : 282.

Typus: [Италия] «Repere in littore Romano, non longe ab Ostia, nunc Flumicino», Viviani (GE?).

Однолетник. Стебли прямостоячие или восходящие, ветвящиеся от основания, 10—40 см выс., голые. Средние листья на черешках, превышающих длину листочков в 2—3 раза, верхние на черешках, равных длине листочка; прилистники яйцевидные, резко суженные в изогнутое окончание, 0.4—0.7 см дл., пленчатые; листочки от обратнояйцевидных до обратнотреугольных с клиновидным основанием, 0.5—1.8 × 0.6—1.6 см, зубчатые в верхней части, голые. Соцветия сравнительно многоцветковые, рыхлые, шаровидные или яйцевидные, 1—1.5 см в диам.; цветоносы не менее чем в 2 раза превышают длину прилежащих листьев. Цветки 0.6—0.7 см дл., цветоножки 0.1—0.2 см дл., удлиняющиеся при плодах; прицветники ланцетные, 0.5 мм дл., килевидно сложенные по хорошо различимой средней жилке. Чашечка колокольчатая, 3.5—4 мм дл., голая; зубцы треугольные, пленчатые по краю, 2 верхних равны по длине трубке, слегка отогнуты, 3 нижних в 1.5 раза короче трубки; трубка с 7—10 жилками (часть жилок, заканчивающихся между зубцами, может быть



Рис. 1. *Amoria nigrescens* (= *Trifolium nigrescens*).

а — общий вид растения, *б* — лепестки венчика, *в* — чашечка, *г* — семя, *д* — андроцей, *е* — боб в стадии созревания. Масштабная линейка: *а* — 1 см; *б*—*е* — 1 мм.

неясно выражена). Венчик на 1/2 длины превышает зубцы чашечки, белый или нежно-розовый, желтеющий при плодах; флаг эллипсовидный, с выемкой на верхушке и малозаметными жилками; крылья и лодочка примерно одинаковой длины, на 1/3 короче флага и на 1/2 своей длины сросшиеся между собой. Боб выступающий из трубки чашечки, обратнояйцевидный или короткоцилиндрический, 1—5-семянный, вскрывающийся по брюшному шву. Семена округлые, латерально уплощенные, 0.8—0.9 × 0.7—0.8 × 0.4 мм, с выступающим корешком, темно-коричневые. (Рис. 1).

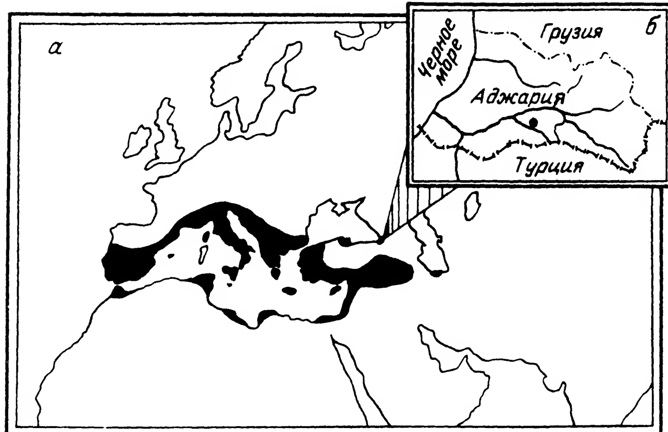


Рис. 2. Распространение *Amoria nigrescens*.

а — ареал вида, *б* — местонахождение в Аджарии.

2n = 16, 32 (Zohary, Heller, 1984).

Цв. (в Аджарии) в мае, пл. в июне.

На каменистых склонах, среди кустарников.

Грузия, Аджария, Кедский р-н, окр. с. Салибаури (М. Попов, 18 V 1939, BATU).

Общее распространение (рис. 2): Атлантическая, Южная и Юго-Восточная Европа (Португалия, Испания, Франция, Италия, Югославия, Албания, Греция, Кипр, Болгария); Юго-Западная Азия (Ливан, Израиль, Иордания, Сирия, Турция, Ирак, Иран); Северная Африка (Алжир, Египет, Ливия, Марокко, Тунис) (International. . . , 1991).

Вид подразделяется на 2 подвида, основными различиями между которыми являются число семязачатков в завязи и наличие перетяжки стенок боба.

1. *A. nigrescens* subsp. *nigrescens* имеет (3)4—5 семязачатков; боб без перетяжки. Распространен в средиземноморских странах Европы, Северной Африке; известно также по одному местонахождению в Турции (Istanbul) и Ираке (Great Zab).

2. *A. nigrescens* subsp. *petrisavii* (Clem.) Holmboe имеет 1—2 семязачатка; перетяжка в области брюшного шва достигает 1/2 толщины боба. Распространен восточнее предыдущего подвида: Югославия, Греция, Турция, Сирия, Ливан, Ирак и Иран.

Экземпляры из Аджарии относятся к subsp. *nigrescens* и являются одними из наиболее восточных находок этого подвида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Heller D. Trifolium // Flora Iranica / K. H. Rechinger (ed.). Graz, 1984. N 157. P. 275—325. — *Hossain M.* A revision of *Trifolium* in the Nearer East // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1961. Vol. 23. N 3. P. 387—481. — *International* Legume Database & Information Service. Version 1.07.04. 1991. — *Townsend C. C. Leguminales* // Flora of Iraq. Baghdad, 1974. Vol. 3. 664 p. — *Viviani D.* Florae Italicae fragmenta... Genuae, 1808. Fasc. 1. 28 p. — *Zohary M. Trifolium* L. // Flora of Turkey and East Aegean Islands / P. H. Davis (ed.). Edinburgh, 1970. Vol. 3. P. 384—448. — *Zohary M., Heller D.* The genus *Trifolium*. Jerusalem, 1984. 608 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 7 XII 1992

УДК 581.5 (510) © Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 6

Е. А. Волкова, Ю. В. Титов

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ ЛЁССОВОГО ПЛАТО КИТАЯ И ЕЕ СОВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА

E. A. VOLKOVA, Yu. V. TITOV. VEGETATION OF CENTRAL PART OF LOESS PLATEAU IN CHINA AND ITS MODERN DYNAMICS

Приведена информация о работе авторов на территории Лёссового плато Китая по изучению восстановления растительного покрова этого региона. Рассмотрены зональные закономерности распределения растительности; дана характеристика основных типов растительных сообществ лесостепной и лесной зон. Приведены данные о характере восстановления естественной растительности после практически полного ее сведения в результате хозяйственной деятельности.

В августе—сентябре 1991 г. проводились полевые работы в центральной части Лёссового плато Китая (в пределах провинции Шэньси).[1] Задачи работ заключались в следующем: 1) ознакомление с флорой и растительностью района работ, описание основных типов растительных сообществ; 2) уточнение ботанико-географической границы между лесостепной и лесной зонами; 3) выделение и описание ключевых участков для дальнейших наблюдений над сукцессиями растительности; 4) оценка характера и скорости восстановления растительности при заповедном режиме нарушенных территорий и лесовосстановительных мероприятиях.

Литературные данные о растительности Лёссового плато очень немногочисленны. Это прежде всего работы Н. Е. Кабанова (1959, 1962), Е. М. Лавренко (1959), касающиеся непосредственно территории Лёссового плато, а также ботанико-географические работы китайских ученых, проведенные для всей территории Китая (Hsioh-Yu Hou et al., 1956; Цянь Чун-шу и др., 1957; Hsioh-Yu Hou, 1983). В последние годы китайскими учеными издано много работ о растительном покрове этого региона, бóльшая их часть вышла на китайском языке.

Как известно, Лёссовое плато Китая — это центр китайской культуры и сельского хозяйства. Несколько тысячелетий интенсивного использования земель привели к сильной деградации растительности и почвенного покрова, а местами и к полному их уничтожению.

В начале 60-х годов в провинции Шэньси был создан Северо-западный институт охраны почв и водных ресурсов Академии наук и Министерства водных ресурсов Китая. За 30 лет сотрудники Института провели обширные работы по изучению и предотвращению почвенной эрозии; разработали и реализуют систему ведения сельского хозяйства в условиях охраны почв и водных ресурсов. В этой системе предусмотрены следующие мероприятия: водо- и почвосберегающая агротехника; подбор сельскохозяйственных культур; посевы дикорастущих трав и кустарников; искусственное облесение территории и целый ряд гидротехнических работ. В результате растительный покров в настоящее время восстанавливается на большей части Лёссового плато.

Лёссовое плато — уникальный регион. Его площадь более 500 тыс. км^2. Это крупнейшая в мире территория по площади и мощности лёссовых отложений (мощность от 30 до 250 м). Плато представлено несколькими обширными высокими равнинами, сильно расчлененными эрозионной сетью и разделенными

[1] Работы проводились по теме «Процесс восстановления растительного покрова центральной части Лёссового плато» совместно с Северо-западным институтом охраны почв и водных ресурсов АН Китая. От Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН участвовали геоботаники Ю. В. Титов и Е. А. Волкова, а также флорист И. И. Мохова.

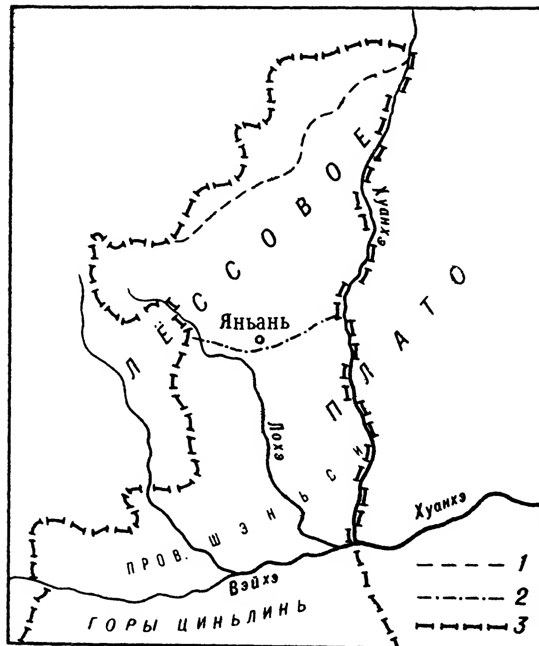


Схема прохождения ботанико-географических рубежей в пределах северной части провинции Шэньси (КНР).

1 — граница между степной и лесостепной зонами; *2* — граница между лесостепной и лесной зонами; *3* — административная граница провинции Шэньси.

множеством межгорных впадин. Средняя высота плато 1000—1300, максимальная — 3000 м над ур. м. Эоловая теория происхождения китайского лёсса была выдвинута В. А. Обручевым и подтверждена серией более поздних работ. Согласно этой теории, лёсс образовался из продуктов выветривания, приносимых ветром из пустынных и полупустынных регионов Центральной Азии. Это продукты выветривания коренных пород, песков, пролювия подгорных равнин, аллювия солончаковых впадин, сухих русел и озер.

Климат Лёссовой провинции муссонный с чертами континентальности. Средняя июльская температура +20, январская — —4 °С. Сумма активных температур 3000—3500°. Осадков выпадает от 300 до 600 мм в год в разных частях региона, из них более 60% — с июля по сентябрь.

Количество осадков увеличивается с северо-запада на юго-восток. Этим определяется и рисунок зональности. Пустыни и полупустыни Ордоса сменяются степями, затем лесостепью и наконец листопадными широколиственными лесами. Меридиональный характер зональности связан с действием Тихоокеанского муссона. Он прослеживается на востоке Монголии, продолжается во Внутренней Монголии и заканчивается на Лёссовом плато. При этом нигде в Евразии степи не заходят так далеко на юг, как на Лёссовом плато (до 35° с. ш.). На юге Лёссовое плато ограничено горами Циньлинь, по которым проходит граница субтропиков. Таким образом, положение этой территории в системе ботанико-географического разделения Азии достаточно своеобразно.

Исследования растительности проводились в нескольких уездах района Яньань провинции Шэньси, т. е. в центральной части Лёссового плато (см. рисунок). Эта территория расположена в пределах двух зон — лесостепи и листопадных широколиственных лесов. Вся растительность этого региона вторична. В лесостепной зоне в настоящее время не сохранилось естественных лесов. Субклимаксовыми здесь являются кустарниковые заросли на северных склонах и бородачевые

(*Botriochloa ischaemum*) степи на южных склонах. В пределах лесной зоны сохранились небольшие участки дубовых, сосновых и биотовых лесов на наиболее крутых склонах лёссовых холмов, а также вторичные осиновые, березовые, смешанные леса. Большие площади в пределах лесной зоны заняты кустарниковыми зарослями, которые являются вторичными на месте лесов. В отличие от лесостепной зоны кустарниковые сообщества занимают здесь как северные, так и южные экспозиции.

В связи с сильной нарушенностью растительного покрова вопрос о проведении границы между лесной и лесостепной зонами достаточно сложен и до сих пор является спорным. Маршрутные исследования, анализ карты растительности Китая (Vegetation map. . ., 1979) и литературные данные (Zhang Zhen-wan, 1988) позволили установить эту границу примерно на широте г. Яньаня (см. рисунок). Далее на запад (в пределах провинции Шэньси) эта граница принимает широтный характер, в восточной же части провинции она постепенно поднимается на север, принимая за р. Хуанхэ направление с юго-запада на северо-восток. Установленная нами граница проходит несколько севернее, чем на схеме геоботанического районирования Китая (Vegetation map. . ., 1979), однако практически совпадает с таковой в последних работах китайских ученых (Zhang Zhen-wan, 1988). Граница между лесостепной и степной зонами, также показанная на рисунке, является менее спорной и проводится примерно одинаково на всех указанных выше картах.

Далее перейдем к характеристике основных типов сообществ лесостепной и лесной зон.

Зона лесостепи

Как указывалось выше, заключительной стадией восстановления степного покрова южных склонов лёссовых холмов являются бородачевые степи. Наиболее распространенный тип сообществ — полынно-бородачевые, на более каменистых участках склонов — кустарниково-полынно-бородачевые. Общее проективное покрытие в таких сообществах колеблется от 40 до 70% в зависимости от крутизны склона и степени нарушенности растительного покрова. Помимо основного доминанта *Botriochloa ischaemum*, из злаков участвуют *Stipa grandis*, *Cleistogenes kitagawai*, *Leymus secalinus*, *Stipa bungei*.[2] Содоминантами сообществ являются 2 вида полыней — *Artemisia gmelinii* и *A. giraldii*. Из группы разнотравья постоянные виды — *Lespedeza dahurica*, *L. floribunda*, *Potentilla tanacetifolia*, *Heteropappus altaicus*, *Siphonostegia chinensis*. Из кустарников наиболее характерны *Sophora viciifolia*, *Caragana microphylla*, *Spiraea hypericifolia*. Общий видовой состав таких сообществ достигает 30 видов.

На северных склонах лёссовых холмов с близким залеганием коренных пород в условиях заповедного режима формируются кустарниковые заросли с разнотравно-злаково-осоковым покровом. Сомкнутость кустарникового яруса достигает 60—65%. Состав кустарников разнообразен и достигает 15 видов и более. Преобладают в этих сообществах лесные виды кустарников (*Spiraea pubescens*, *Cotoneaster multiflorus*, *Rosa* sp., *Caragana purdomii*, *Ostryopsis davidiana*, *Syringa oblata*), но также участвуют и степные кустарники (*Cotoneaster zabelii*, *Spiraea hypericifolia*, *Rhamnus erithroxylon*). В травяном покрове господствует лесная осока *Carex lanceolata*, менее обильны степные злаки (*Stipa bungeana*, *Leymus secalinus*, *Stipa sibirica*, *Cleistogenes kitagawai*, *Poa sphondylodes*) и степные виды полыней и трав (*Artemisia gmelinii*, *A. giraldii*, *Lespedeza dahurica*, *Adenophora* sp. и др.). Однако в травяном покрове, помимо осоки, участвуют и

[2] Латинские названия приводятся по предварительному определению растений китайскими ботаниками.

некоторые другие лесные виды (*Chrysanthemum naklongensis*, *Patrinia heterophylla*, *Fragaria nipponica*). Таким образом, состав кустарниковых сообществ лесостепной зоны имеет смешанный характер: в них принимают участие как лесные, так и степные виды.

Довольно часто северные склоны с достаточно мощным слоем лёсса, на которых восстанавливается естественная растительность, заняты полынно-ковыльными степями с кустарниками. В них доминирует *Stipa przewalskii*. Это богатые по видовому составу степи (40 видов и более) с покрытием 60—70%. Из злаков в них присутствуют такие виды, как *Stipa grandis*, *S. sibirica*, *Leymus secalinus*, *Botriochloa ischaemum*. Так же как и в бородачевых степях, содоминируют *Artemisia gmelinii* и *A. geraldii*. Виды разнотравья представлены как степными (*Potentilla tanacetifolia*, *Lespedeza dahurica*, *Leontopodium leontopodioides*, *Adenophora* sp.), так и лесными видами (*Chrysanthemum naklongensis*, *Patrinia heterophylla*, *Fragaria nipponica*). Из кустарников участвуют *Syringa oblata*, *Rosa* sp., *Spiraea pubescens*, *Periploca sepium* и др.

На северной границе лесостепной зоны при переходе к настоящим степям бородачевые степи перестают играть основную роль в растительном покрове. Здесь на южных склонах наиболее характерными становятся ковыльные степи из *Stipa bungeana*, а на северных склонах — разнотравно-злаковые степи из *Stipa grandis*, *Koeleria macrantha*, *Poa sphondylodes* и таких видов, как *Potentilla acaulis*, *Thymus mongolicus*, *Leontopodium leontopodioides*, *Gypsophila* sp., и др.

Лесная зона

Зональные формации растительности в лесной зоне — дубовые, сосновые и биотовые леса. Типичных климаксовых насаждений, разновозрастных по основной древесной породе, нами не отмечено. Возраст обследованных насаждений — чуть более 100 лет; как правило, в них проводятся выпас скота и выборочные рубки, поэтому насаждения из *Quercus liaotungensis*, *Pinus tabulaeformis*, *Platycladus orientalis* мы относим к субклимаксовым сообществам.

Дубовые леса (*Quercus liaotungensis*). Распространены на склонах разных экспозиций и различной крутизны (до 45°). На склонах крутизной выше 30° продуктивность дубрав существенно снижается. Наиболее характерны дубовые леса кустарниковые с осоковым покровом. Высота деревьев I яруса 8—10 м, иногда до 15 м. Сомкнутость древостоя 0.6—0.7. Чаще всего в древесном ярусе наблюдается небольшая примесь осины *Populus davidiana*. Кустарниковый ярус достаточно сомкнут (0.4—0.5) и представлен такими видами, как *Cotoneaster multiflorus*, *Lespedeza bicolor*, *Viburnum schensianum*, *Spiraea pubescens*, *Ostryopsis davidiana*. Травяной покров не образует сплошного яруса из-за обилия кустарников, его проективное покрытие составляет лишь 10—15%. Основной доминант — *Carex lanceolata*, постоянные виды — *Aster ageratoides*, *Patrinia heterophylla*, *Spodiopogon sibiricum*.

Сосновые леса (*Pinus tabulaeformis*). Распространены, как и дубовые леса, на склонах разных экспозиций с крутизной 20—25°.

На северных склонах встречаются сосняки разнотравно-осоковые с кустарниками. Это довольно сомкнутые леса (сомкнутость 0.6) с хорошим подростом сосны, дуба, осины. Кустарниковый ярус составляют виды *Viburnum schensianum*, *Spiraea pubescens*, *Rosa* sp. Травяной покров довольно хорошо развит (покрытие 30%) и богат в видовом отношении: *Carex lanceolata*, *Spodiopogon sibiricum*, *Lespedeza floribunda*, *Anemone vitifolia*, *Chrysanthemum naklongensis* и др.

На южных склонах произрастают более разреженные сосняки кустарниковые (сомкнутость 0.4). В древесном ярусе к сосне примешиваются *Platycladus orientalis*, *Prunus davidiana*, *Quercus liaotungensis*, в подросте — *Koelreuteria paniculata*. В таких сосняках хорошо развит кустарниковый ярус (сомкнутость 0.5) из *Sophora viciifolia*, *Rosa* sp., *Berberis brachypoda*, *Spiraea pubescens*, *Crataegus* sp. и др.

В травяном покрове, помимо лесных видов, участвуют степные злаки и полыни: *Botriochloa ischaemum*, *Cleistogenes* sp., *Artemisia gmelinii*.

Биотовые леса. Для крутых каменистых южных склонов характерны биотовые леса из *Platycladus orientalis*. Чаще всего это разреженные (сомкнутость 0.4—0.5) невысокие (высота деревьев 5—8 м) леса с софорой в кустарниковом ярусе и остепненным травяным покровом. Из кустарников, помимо господствующего вида *Sophora viciifolia*, присутствуют *Prunus davidiana*, *Crataegus* sp., *Rhamnus parvifolia*, *Cotoneaster multiflorus*. Травяной покров богат видами, его покрытие достигает 40—60%.

На склонах с сохранившимися отложениями лёсса встречаются более сомкнутые дубово-биотовые леса с участием *Xanthoceras sorbifolia*, *Pyrus betulaefolia*, *Ulmus* sp. в древесном ярусе.

В нижних частях лёссовых склонов, на террасах долин распространены вторичные березовые леса из *Betula platyphylla* var. *japonica*. Сомкнутость березняков достигает 0.5—0.6, высота деревьев 10—11 м. В подросте встречаются *Acer ginnala*, *Populus davidiana*. Кустарниковый ярус хорошо развит: *Ostryopsis davidiana*, *Spiraea pubescens*, *Hyppophaë rhamnoides*, *Syringa oblata*, *Rhamnus* sp. Покрытие травяного яруса составляет 50%. Большую роль в нем играют такие виды, как *Chrysanthemum naklongensis*, *Carex lanceolata*, *Agremonia* sp., *Vicia* sp., *Geum aleppicum*, *Anemone vitifolia*.

Из других типов леса довольно часто встречаются осиновые вторичные леса из *Populus davidiana* и реже — пойменные тополевые леса из *Populus simonii*.

На месте сведенных лесов широко распространены кустарниковые сообщества, причем на северных склонах произрастают богатые по составу и сомкнутые (0.7) кустарниковые заросли, в которых участвует до 15 и более видов кустарников (*Ostryopsis davidiana*, *Lonicera* sp., *Cotoneaster multiflorus*, *Eleagnus umbelatum*, *Spiraea pubescens*, *Syringa oblata*, *Viburnum mongolicum*, *Crataegus* sp., *Rosa* sp.), на южных склонах — более разреженные (0.4—0.5) кустарниковые заросли с господством 2 видов (*Vitex chinensis*, *Sophora viciifolia*) и остепненным травяным покровом.

Таким образом, в лесостепной и лесной зонах достаточно хорошо выделяются экспозиционные варианты зональных типов растительности, а также эдафические варианты, обусловленные глубиной залегания на склонах подстилающих горных пород.

Оценка состояния растительного покрова

Антропогенная дигрессия естественной растительности в лесостепной зоне происходит в основном в результате перевыпаса животных. На склонах северной экспозиции, где формируются наиболее богатые по видовом составу степные сообщества, перевыпас ведет к резкому обеднению их видового состава и формированию ковыльно-полынных сообществ с доминированием *Artemisia giraldii* и *A. gmelinii*. Разнотравно-бородачевые степи на южных склонах при перевыпасе сменяются бородачево-полынными сообществами, иногда с большим участием непоедаемого вида *Wikstroemia chamaedaphne*. В обоих случаях перевыпас скота ведет к уменьшению видового разнообразия, общего проективного покрытия и продуктивности травостоев. Особенно ярко проявляется пастбищная дигрессия растительного покрова в зоне лесостепи в чрезвычайно мало распространенных на обследованной территории субклимаксовых квазикоренных кустарниковых сообществах, характерных для склонов северной экспозиции.

В лесной зоне выпас скота оказывает меньшее влияние на растительность: здесь главный фактор дигрессии — рубки. Одной из начальных стадий демутационных смен растительности являются кустарниковые сообщества (имеющие

хорошо выраженные экспозиционные варианты) и молодняки из *Populus davidiana*. Они, однако, находятся в хорошем состоянии с удовлетворительным возобновлением под пологом основных лесообразующих пород.

Восстановление растительного покрова

Природные условия для восстановления естественной растительности в центральной части Лёссового плато вполне благоприятны: достаточное количество летних осадков, хорошая теплообеспеченность почв и однородность корнеобитаемой толщи лёссовых отложений по механическому и химическому составу. Эрозионные потери поверхностных горизонтов почв не приводят к резкому ухудшению их лесорастительных свойств. Для успешного восстановления растительности необходимы два дополнительных условия — возможность привноса зачатков растений и запрет любой хозяйственной деятельности на территории в первые несколько лет становления сообщества.

Возможность привноса зачатков естественных видов значительно повышается там, где проводятся гидротехнические и лесомелиоративные мероприятия по борьбе с эрозией почв и осуществляется экологически грамотное сельскохозяйственное производство.

Период заповедования участков, необходимый для восстановления степной и кустарниковой растительности, составляет всего несколько лет. Так, в лесостепной зоне за 6—10 лет заповедования восстанавливаются полночленные степные сообщества с доминированием дерновинных злаков и богатым составом разнотравья, а также внедряются естественные виды кустарников. В лесной зоне восстановление кустарниковой растительности при заповедном режиме также происходит за несколько лет.

Восстановлению естественной растительности способствуют посадки на склонах кустарников (*Caragana microphylla*, *Sophora viciifolia*, *Hippophaë rhamnoides*), древесных пород (*Robinia pseudoacacia*, *Pinus tabulaeformis*), а также посев бобовых трав (*Astragalus adsurgens*, *Medicago sativa*, *Melilotus albus*). Постепенно в эти посадки внедряются естественные виды и начинают формировать серийные сообщества. Таким образом, благодаря научно обоснованной системе мероприятий происходит восстановление степной, кустарниковой и лесной растительности на территории, где она была практически уничтожена. Опыт китайских ученых может быть использован и в других регионах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кабанов Н. Е. К вопросу восстановления облика степной растительности в условиях лёсса Северного Китая // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1959. Т. 14. Вып. 6. С. 109—115. — *Кабанов Н. Е.* В Лёссовой провинции Северного Китая. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 292 с. — *Лавренко Е. М.* О степной растительности лёссовых холмов в восточной части провинции Ганьсу в КНР // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1959. № 5. С. 714—728. — *Цянь Чун-шу, У Чжен-и, Чэнь Чан-ду.* Проект геоботанического районирования Китая // Физико-географическое районирование Китая. М.: ИЛ, 1957. С. 131—216. — *Hsioh-Yu Hou.* Vegetation of China with reference to its geographical distribution // Ann. Mis. Bot. Gard. 1983. Vol. 70. P. 509—548. — *Hsioh-Yu Hou, Chang-Tu Chen, Hsien-Pu Wang.* The vegetation of China with special reference to the main soil types // Rep. 6 Int. Congr. of soil science. China, Peking, 1956. 26 p. — *Vegetation* map of China. S. 1 : 4 000 000 / Ed. by H. Y. Hou. Beijing, 1979. — *Zhang Zhen-wan.* The discussion on the border line of the regions between forest and forest-steppe in loess plateau of the North Shaanxi province // Act. Bot. Bor.-Occ. Sinica. 1988. Vol. 8(5). P. 35—39.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 VIII 1992

УДК 182.47 : 581.552.630.434 © Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 6

Т. А. Комарова

ИЗМЕНЕНИЕ СИНУЗИАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ КУСТАРНИЧКОВО-ТРАВЯНОГО ЯРУСА В ХОДЕ ПОСЛЕПОЖАРНЫХ СУКЦЕССИЙ

T. A. KOMAROVA. CHANGE OF THE SYNUSIA STRUCTURE OF THE DWARF SHRUB AND GRASS LAYER DURING POST-FIRE SUCCESSIONS

Изучались закономерности изменения синузиальной структуры кустарничково-травяного яруса в ходе послепожарных сукцессий в широколиственно-кедровых, темнохвойно-кедровых и кедрово-темнохвойных лесах Южного Сихотэ-Алиня. Проведена классификация синузий с учетом их роли, степени верности и устойчивости во времени в ходе сукцессии, установлены основные причины формирования элементов мозаики в послепожарных сообществах. Дана эколого-ценотическая характеристика синузий в зависимости от условий местообитания и этапов сукцессионного процесса.

Для более глубокого понимания механизмов смен растительных сообществ в ходе послепожарных сукцессий важно знание закономерностей динамики элементарных структурных частей сообществ. Довольно чутким индикатором сукцессионной перестройки сообществ могут служить синузии или одноярусные образования с доминированием одного или немногих видов одной биоморфы.

Динамика синузиальной структуры лесных сообществ изучалась рядом исследователей (Clements, 1916; Смирнов, 1968; Серегин, 1970; и др.). Д. И. Назимова и П. М. Ермоленко (1980) в течение 10 лет изучали динамику синузиальной структуры при лесовосстановительных сукцессиях в черневых кедровниках Западного Саяна. Сукцессии пятнышек (patches) рассматривали A. Watt (1947) в лесах Англии и R. Daubenmire (1968) в лесах Америки.

Нами в течение 16 лет (1975—1991 гг.) проводилось изучение синузиальной структуры кустарничково-травяного яруса на разных этапах послепожарного восстановления широколиственно-кедровых, темнохвойно-кедровых и кедрово-темнохвойных лесов Южного Сихотэ-Алиня. При этом в задачи исследований входило проведение систематизации синузий с учетом их роли, степени верности и устойчивости во времени в ходе послепожарного развития сообществ; установление основных причин образования элементов мозаики сообществ и механизма перестройки синузий; эколого-ценотическая характеристика синузий в зависимости от условий местообитания и этапов сукцессионного процесса.

Объекты и методика исследований

Исследования проводили на территории Верхнеуссурийского стационара Биолого-почвенного института ДВО РАН, расположенного в бассейне р. Правая Соколовка (приток IV порядка р. Уссури) в среднегорном поясе (от 440 до 1108 м над ур. м.) северной части Южного Сихотэ-Алиня. Кроме того, исследования велись в верхней половине бассейна р. Извилинка (правый приток р. Уссури). Сбор материалов проводили путем стационарных и полустационарных исследований, сопровождавшихся закладкой постоянных и временных пробных площадей в среднем по 0.25 га. На постоянных пробных площадях проводили ежегодное или с интервалами в 3—5 лет картирование синузий. С этой целью всю пробную площадь или ее часть разбивали на квадраты со стороной 5 м и на планы наносили контуры синузий травяного покрова. В качестве морфологического критерия выделения синузий вслед за Б. Н. Нориным (1979) были приняты однородная степень сомкнутости надземных частей доминирующих видов одной биоморфы и сходство видового состава, что позволяло визуально выделять границы синузий и картировать их. В составе синузий определяли видовое разнообразие и характерные виды (детерминанты) по их константности (встречаемости) на 50 площадках (1 × 1 м) в однотипных синузиях.

При систематизации синузий и их характеристике были использованы известные методические разработки (Greig-Smith, 1952; Норин, 1970, 1979; Ярошенко, 1971; Корчагин, 1976; и др.).

Стационарные исследования в течение 14 лет проводили на двух участках гарей, возникших после устойчивого низового пожара летом 1973 г. в свежем лианово-разнокустарниковом папоротниково-василистниково-осоковом кедровнике (пр. пл. 6-1975, секция 2) и влажном кедрово-темнохвойном осоково-папоротниковом лесу (пр. пл. 11-1975, секции 4, 5). В течение 7 лет наблюдения за динамикой синузий проводили на трех участках гарей, образовавшихся осенью 1982 г. во влажном темнохвойно-кедровом широкотравно-осоково-папоротниковом лесу с развитым подлеском (пр. пл. 37-1983), в свежем дубово-кедровом лимонниково-лещинном разнотравно-мелкоосоковом лесу (пр. пл. 36-1983) и в периодически сухом дубово-кедровом лещинно-рододендроновом ирисово-мелкоосоковом лесу (пр. пл. 42-1984).

Классификация синузий

Синузии, представляющие собой неотъемлемые составные части фитоценозов и их структурные элементы, обладают вместе с тем относительной независимостью (Daubenmire, 1952; Миняев, 1963; Норин, 1979; и др.). Она связана с распространением одних и тех же синузий в разных лесорастительных условиях и соответствующих им типах леса. Это дает основание для систематизации синузий.

В качестве основных таксономических подразделений синузий разного ранга были приняты 3 единицы — социон (социета), унион и федерация (федерион), предложенные G. Du Rietz (1930). Наиболее крупную классификационную единицу представляет федерация, которая выделялась по господствующим экобиоморфам. Последние мы понимаем, согласно Е. М. Лавренко и В. М. Свешниковой (1969), как группы видов, близких по своей экологической природе и сходных по морфологическим признакам. По сходству экобиоморф, слагающих синузии кустарничково-травяного яруса, нами были выделены следующие наиболее широко распространенные федерации: 1) вегетативно подвижные мезофитные осоки средних размеров; 2) вегетативно подвижное теневое низкотравье; 3) вегетативно подвижные светолюбивые ксеромезофитные папоротники средних размеров; 4) вегетативно подвижные мезоолиготрофные светолюбивые кустарнички; 5) вегетативно подвижные мезофитные папоротники средних размеров; 6) вегетативно малоподвижные рыхлодерновинные невысокие осоки («осочки»); 7) вегетативно малоподвижные крупные папоротники.

В пределах федерации выделялись унионы по доминирующим видам, оказывающим наибольшее влияние на остальные компоненты синузии. Названия унионам давали по соответствующим доминантам синузий. В ходе сукцессий может происходить смена доминантов в соответствии с особенностями возрастного развития растений. В связи с этим важная роль принадлежит индикаторным видам, отражающим условия местообитания и сукцессионную преемственность сообществ. Следуя D. Muller-Dombois и H. Ellenberg (1974), мы считали целесообразным различать экологические (экотопические) и сукцессионные индикаторы. Экологические индикаторы дают достаточно полную информацию о режиме отдельного прямодействующего фактора или сочетания их. Критерием для выделения сукцессионных индикаторов может служить высокое постоянство видов на разных этапах сукцессии. Этому критерию в определенной степени соответствуют детерминанты, отличающиеся высокой константностью в сообществах на разных этапах сукцессии. Для детерминантов лесных сообществ П. Д. Ярошенко (1970) установил константность свыше 70%, а для луговых фитоценозов — более

40%. Для сукцессионных детерминантов мы приняли константность более 30%. Детерминанты могут служить показателями высокого постоянства видов на разных этапах сукцессий на уровне как фитоценозов, так и синузий. В синузиях травяно-кустарничкового яруса некоторых типов кедрово-широколиственных лесов Приморья были выявлены детерминанты И. Т. Ивановой с соавт. (1963). Нами устанавливались детерминанты в пределах каждого униона, что служило основанием для выделения соционов. Названия им давали по соответствующим доминантам и детерминантам.

При систематизации синузий в ходе послепожарных сукцессий учитывали и другие признаки: 1) роль в сложении фитоценозов; 2) занимаемую площадь; 3) степень верности определенным типам сукцессионных рядов; 4) устойчивость во времени (см. таблицу).

Классификация синузий по разным признакам

Используемые признаки	Роль в сложении фитоценозов	Занимаемая площадь	Степень верности определенным типам сукцессионных рядов	Степень устойчивости во времени
Синузии	Эдификаторные (господствующие) Подчиненные	Основные Дополняющие	Постоянные (характерные) Часто встречающиеся Редкие Случайные	1. Коренные а) конституционные б) контактные 2. Производные а) инициальные б) серийные в) остаточные

По первому признаку использованы классификационные подразделения Е. М. Лавренко (1952), по второму — Н. В. Дылиса с соавт. (1964), по третьему — А. А. Корчагина (1976). По степени устойчивости во времени были выделены коренные (устойчивые, стабильные) и производные (временные) типы синузий, соответствующие коренным и производным парцеллам в классификации Дылиса (1969). Коренные синузии мы подразделили на конституционные, характерные для отдельных типов сукцессионных рядов, и контактные, или чужеродные, у которых основная ценообразующая роль характерна для других типов сукцессионных рядов. Среди производных типов синузий были выделены 3 группы: а) инициальные, свойственные только начальным этапам сукцессий; б) серийные, характерные для всех производных сообществ; в) остаточные (реликтовые), сохранившиеся от первых этапов сукцессий.

Формирование и динамика синузий в ходе послепожарных сукцессий

Одной из основных причин горизонтальной неоднородности послепожарных сообществ служит неравномерное выгорание растений и подстилки. На свежих горельниках можно выделить участки со слабой, умеренной, сильной и очень сильной интенсивностью выгорания, которые соответствуют 4 типам послепожарных микробиотопов: 1) с сохранившимися растительным покровом и подстилкой или нарушенных не более чем на 50%; 2) с частично сохранившимися растительностью и подстилкой, нарушенных более чем на 50%; 3) с уничтоженными растениями и подстилкой, но неповрежденным гумусовым горизонтом; 4) с полностью уничтоженными растительностью, подстилкой и поврежденным гумусовым слоем с образованием «корки спекания». Для каждого типа послепожарного микробиотопа характерен своеобразный комплекс почвенно-гидрологических, микробиологических, фитоценотических и других условий, яв-

ляющихся неравноценными для роста и развития растений и по-разному изменяющихся во времени.

Характер и степень нарушения пожаром растительности, подстилки и почвы тесно связаны с условиями местообитания и исходной растительностью. Чем сложнее состав и структура допожарных фитоценозов, тем неоднороднее они выгорают и соответственно многообразнее структура послепожарных сообществ. В наибольшей степени нарушаются пожаром растения, подстилка и гумусовый слой почвы в сухих и периодически сухих местообитаниях. Интенсивное горение в таких условиях обычно распространяется по всему напочвенному покрову, стирая границы прежних синузий. Это способствует формированию послепожарных ценозов с относительно однородным покровом и простой морфоструктурой. Для свежих и влажных местообитаний характерно более неоднородное и мозаичное выгорание.

О характере воздействия устойчивого низового пожара на лесные биогеоценозы, находящиеся в разных условиях среды, могут дать общее представление схемы границ микробиотопов с различной степенью выгорания (см. рисунок).

Наибольшее разнообразие микробиотопов отмечается на гари широкотравно-осоково-папоротникового темнохвойно-кедрового леса, связанного с довольно теплым и влажным местообитанием (см. рисунок, *а*). На гарях в свежих местообитаниях уже в меньшей степени представлены микробиотопы со слабой степенью выгорания (см. рисунок, *б*, *в*), а на гари в периодически сухом местообитании микробиотопы со слабой и умеренной степенью выгорания совсем не выражены (см. рисунок, *г*).

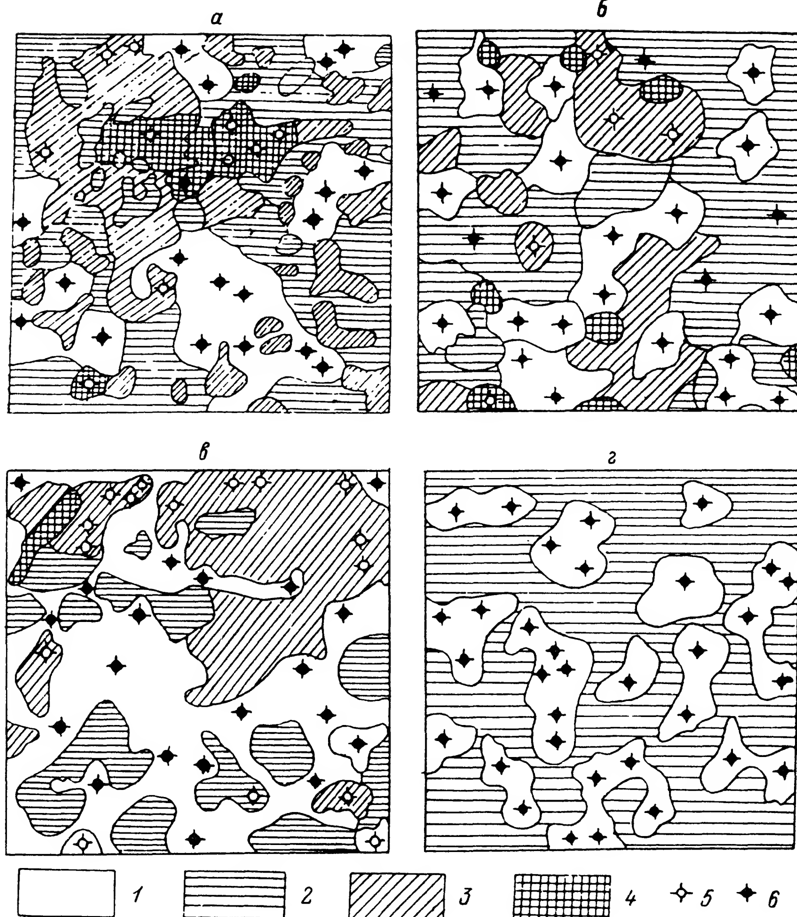
Восстановление синузий кустарничково-травяного яруса в микробиотопах со слабой степенью выгорания обычно происходит уже в течение первого вегетационного сезона после пожара путем вегетативного разрастания растений. Изменение светового режима в результате изреживания древесного полога приводит к существенным перестройкам в количественном соотношении растений, в то время как видовое разнообразие и состав детерминантов сохраняются. В микробиотопах с умеренной степенью выгорания растений и подстилки восстановление синузий травяного покрова происходит обычно за 2—4 года после пожара в результате вегетативного воспроизведения от сохранившихся растений или их отдельных частей. Восстановление синузий в микробиотопах с сильной и очень сильной степенью нарушения идет главным образом семенным путем через промежуточные инициальные и серийные синузии.

Основные механизмы перестройки синузиальной структуры травяного покрова в ходе сукцессии связаны преимущественно с тремя процессами: 1) выпадением отдельных синузий; 2) совмещением нескольких синузий; 3) обособлением новых синузий из старой путем выпадения одних и внедрения других видов.

Процесс выпадения синузий осуществляется наиболее активно после завершения жизненного цикла у массовых раннесукцессионных видов.

К одному из ведущих видов начального этапа сукцессий в свежих и периодических сухих кедровниках принадлежит *Chelidonium asiaticum*,[1] быстро осваивающий освободившиеся после пожара участки благодаря значительным запасам всхожих семян в почве (Комарова, 1984, 1986). На 2-й год жизни растения его особи достигают средневозрастного генеративного состояния, а к 4-му году большинство особей завершает свой жизненный цикл. Инициальные синузии униона Chelidonium asiaticum на 2-й год после пожара занимали около 70% от всей площади гари, образовавшейся на месте свежего лианово-разнокустарникового кедровника, 56% — на гари свежего лимонниково-лещинного дубо-

[1] Латинские названия даны по сводке С. К. Черепанова (1981).



Схемы размещения микробиотопов с различной степенью выгорания растений и подстилки на 2-летних гарях.

1—4 — степень выгорания: *1* — очень сильная, *2* — сильная, *3* — умеренная, *4* — слабая; *5, 6* — деревья: *5* — сохранившиеся, *6* — обгоревшие; *а—г* — лес: *а* — влажный темнохвойно-кедровый (пр. пл. 37-1983), *б* — свежий кедровник (пр. пл. 6-1975, секция 2), *в* — свежий дубово-кедровый (пр. пл. 36-1983), *г* — периодически сухой дубово-кедровый (пр. пл. 42-1984).

во-кедрового леса и около 85% — на гари периодически сухого лещинно-рододендронового дубово-кедрового леса.

В качестве субдоминантов и одновременно детерминантов в синузиях этого униона на разных пробных площадях выступали определенные виды, более тонко отражающие условия их местообитаний. К таким индикаторам на гари свежего лианово-разнокустарникового кедровника относились *Carex campylorhina* и *Thalictrum filamentosum*, на гари свежего лимонниково-лещинного дубово-кедрового леса — *Carex ussuriensis* и *Lathyrus humilis*, на гари периодически сухого лещинно-рододендронового дубово-кедрового леса — *Carex pseudosabynensis* и *C. nanella*. Каждый из этих видов или различные их сочетания совместно с чистотелом составляли соответствующие соционы.

На гарях во влажных и достаточно теплых местообитаниях нередко обильно разрастается однолетник *Impatiens noli-tangere*, максимальное развитие которого обычно происходит на 2-й год после пожара в результате интенсивного обсеменения произраставших здесь растений в 1-й год. Инициальные синузии униона

Impatiens noli-tangere занимали около 40% от общей площади 2-летней гари, образовавшейся на месте влажного темнохвойно-кедрового леса (пр. пл. 37-1983).

Во влажных и более прохладных местообитаниях особая роль в заселении молодых горельников принадлежит *Chamerion angustifolium*, средняя продолжительность жизни которого составляет 8—10 лет. В период своего максимального развития (на 3—5-й годы жизни особей) сформированные им синузии могут занимать 80% и более площади гарей на месте влажных темнохвойных лесов.

«Большая волна развития» (Уранов, Смирнова, 1969) у большинства раннесукцессионных видов осуществляется однократно. Низкая конкурентоспособность и ограниченные возможности возобновления семенным путем на заселенных участках дают устойчивое положение только первому их поколению, образовавшемуся в условиях ослабленной конкуренции.

На первых этапах послепожарных сукцессий значительное участие в сложении сообществ принимают серийные синузии. В отличие от инициальных эти синузии формируются видами с более длительным жизненным циклом, присутствующими на разных этапах сукцессий. Вместе с тем, так же как и инициальные синузии, ведущее место они могут занимать только в производных сообществах. Наиболее благоприятные условия для развития основных доминантов серийных синузий (*Carex campylorhina*, *Trigonotis radicans*, *Galium dahuricum* и др.) создаются на ранних этапах сукцессий при отсутствии сомкнутого полога древостоя. После смыкания крон деревьев численность их обычно резко снижается. По отношению к эдафическим условиям большинство из них обладает довольно широкой амплитудой, что позволяет им развиваться в различных лесорастительных условиях. Вместе с тем сформированные ими синузии могут играть ведущую роль в травяном покрове только в определенных условиях местообитания. Так, синузии униона Carex campylorhina занимают господствующее положение только в достаточно теплых, хорошо увлажненных и дренированных местообитаниях. В исследуемом регионе с такими условиями сопряжены свежие и влажные широколиственно-кедровые и темнохвойно-кедровые леса с развитым папоротниково-осоковым и широкотравно-осоково-папоротниковым покровом.

Формирование в ходе лесовосстановительного процесса относительно устойчивой структуры древесного яруса приводит к сравнительной стабилизации горизонтальной структуры кустарничково-травяного яруса, и основную роль начинают играть коренные синузии. На этом этапе происходит объединение растений разных видов и совмещение синузий в более или менее устойчивые сочетания, что определяется сходством их требований к условиям среды. Одновременно с интеграцией происходит и дифференциация синузий на основе более упорядоченного размещения растений разных видов и сужения их экологических ниш. Постепенно формируются синузии сходных биоморф с определенными способами реагирования на отдельные факторы среды и приспособленные к совместному существованию. Нередко в составе одних и тех же синузий сочетаются растения с разными требованиями к режимам тепла, увлажнения и другим прямодействующим факторам. Совместное произрастание растений разной экологии обеспечивает им снижение конкуренции в связи с расхождением в ритмах активного развития надземных и подземных органов при сезонных и разногодичных изменениях влажности и температуры. Для подобных отношений между растениями разной экологии Л. Г. Раменский (1952) ввел понятие «биогеоценотическое дополнение», а P. Grubb (1977) предложил термин «комплементарность». Взаимное дополнение по требованиям к факторам среды способствует большей устойчивости таких сочетаний растений в ходе преобразований сообществ.

Несмотря на происходящие перестройки в синузиальной структуре фитоценозов, наблюдаются и общие черты в сложении синузий сменяющихся сообществ. Это выражается в наличии на разных этапах сукцессий одних и тех же индика-

торных синузий. Сравнительный анализ синузиальной структуры кустарничково-травяного яруса сообществ на разных этапах послепожарных сукцессий и в широком диапазоне условий среды показал, что для определенных лесорастительных условий и соответствующих им типов сукцессионных рядов характерны постоянные синузии, являющиеся их хорошими индикаторами.

В исследуемом регионе для сухих местообитаний с резко переменным режимом увлажнения характерным является унион Vaccinium vitis-idaea, относящийся к федерации вегетативно подвижных мезоолиготрофных светолюбивых кустарничков. Синузии этого униона могут выступать в роли господствующих в сложении травяного покрова, основных по занимаемой площади и постоянных по степени верности в сообществах, находящихся на разных этапах послепожарного восстановления брусничных и бруснично-рододендроновых кедровых и кедрово-темнохвойных лесов, произрастающих на слабо развитых, бедных и сухих почвах верхних частей крутых склонов. Наиболее активного развития синузии данного униона достигают под пологом разреженного древостоя, как производного, так и коренного. Видовой состав униона Vaccinium vitis-idaea довольно однороден и беден. В кедрово-темнохвойных брусничных, бруснично-рододендроновых лесах и производных от них сообществах, характерных для более прохладных местообитаний, постоянным спутником брусники является *Lycopodium complanatum*. В бруснично-рододендроновых и лещинно-рододендроновых дубово-кедровых лесах, распространенных в более теплых местообитаниях, обычными спутниками брусники, а также детерминантами являются мезоксерофитные осоки (*Carex nanella*, *C. pseudosabinensis*), *Iris uniflora* или олигомезотрофные зимнезеленые многолетники (*Orthilia secunda, Pyrola renifolia, Chimaphila japonica*). Совместно с брусникой эти виды образуют соответствующие соционы.

Синузии вегетативно малоподвижных рыхлодерновинных невысоких осок являются индикаторами определенного дефицита влаги в почве и переменного режима увлажнения в условиях достаточной освещенности. Данную федерацию представляют унионы мезоксерофитных (*Carex nanella*, *C. pseudosabinensis*) и ксеромезофитных (*C. ussuriensis*, *C. reventa*) невысоких осок. Синузии с господством мезоксерофитных *C. nanella* и *C. pseudosabinensis* выступают в роли индикаторов на всех этапах послепожарного восстановления периодически сухих дубово-кедровых лещинно-рододендроновых лесов. Синузии с доминированием ксеромезофитных *C. ussuriensis* и *C. reventa* являются характерными и постоянными под свежими лимонниково-лещинными кедровниками и производными от них сообществами. Синузии рыхлодерновинных невысоких осок обычно приходят сразу же на смену инициальным синузиям с преобладанием *Chelidonium asiaticum* и других пионеров зарастания и занимают ведущее положение в травяном покрове на всех последующих этапах сукцессий.

Лесорастительные условия, сопряженные с дренированными свежими, периодически влажными почвами и умеренно инсолируемыми местообитаниями, могут индицироваться мезофитными осоками средних размеров. Эту федерацию представляют унионы Carex campylorhina и C. xiphium. Роль их синузий в сложении сообществ изменяется в зависимости от увлажненности и освещенности экотопов. *C. campylorhina* как мегатроф неморального типа более успешно развивается на освещенных, теплых и дренированных участках, в то время как *C. xiphium*, будучи мегатрофом таежного типа, доминирует в более увлажненных, затененных и прохладных местообитаниях. Синузии с господством *C. campilorhina* выступают в качестве характерного и постоянного структурного элемента в свежих лианово-разнокустарниковых папоротниково-василистниково-осоковых кедровниках и производных от них сообществах. Синузии с преобладанием *C. xiphium* наиболее тесно связаны с влажными осоково-папоротниковыми кедрово-темнохвойными лесами. Постоянным спутником обоих видов осок является *Thalictrum filamentosum* — мезофит неморального типа ценоэлемента (Крылов,

1984). Нередко все эти виды образуют совместные сочетания — соционы. Устойчивость сочетаний этих видов определяется сезонной и разногодичной дифференциацией активности их надземных и подземных органов. Разная реакция на влагу и тепло обусловливает в сухие и теплые вегетационные сезоны усиленный рост и накопление биомассы у растений *Carex campylorhina*, а в прохладные и влажные годы — у *C. xiphium* и *Thalictrum filamentosum*. В ходе послепожарных сукцессий роль данных видов также изменяется. На первых этапах сукцессий до образования сомкнутого полога древостоя наиболее интенсивно разрастаются *Carex campylorhina* и *Thalictrum filamentosum*, в большинстве своем представленные молодыми и средневозрастными генеративными особями. На более поздних этапах сукцессии под пологом сомкнутого древостоя более активно развивается *Carex xiphium*, растения которой нередко образуют монодоминантные синузии. Основная же часть особей *C. campylorhina* в условиях затенения переходит в субсенильное и квазисенильное состояния и не играет существенной роли в сложении травяного покрова. *Thalictrum filamentosum* наиболее активно развивается на освещенных участках, но переносит и умеренное затенение.

Местообитания с достаточно богатыми влажными и дренированными почвами в условиях умеренной или недостаточной освещенности могут индицироваться вегетативно подвижными мезофитными папоротниками средних размеров. В данной федерации широко представлены синузии 3 унионов — Dryopteris amurensis, Diplazium sibiricum, Athyrium spinulosum. Синузии с доминированием *Dryopteris amurensis* выступают в роли господствующих по участию в сложении сообществ: основных — по занимаемой площади, конституционных — по степени устойчивости, постоянных — по верности сообществам влажных щитовниковых и осоково-щитовниковых кедрово-темнохвойных лесов разных стадий послепожарного восстановления. Реже эти синузии встречаются в осоково-папоротниковых широколиственно-кедровых лесах, где выступают в роли дополняющих и тяготеют к определенным элементам микрорельефа. Постоянными спутниками *D. amurensis* и одновременно детерминантами являются *Dryopteris austriaca*, *Phegopteris connectilis* и *Carex xiphium*, которые совместно с основным доминантом составляют соответствующие соционы.

Синузии с господством щитовника амурского играют ведущую роль в травяном покрове на разных этапах послепожарных сукцессий, за исключением самых первых, когда преобладают инициальные синузии с доминированием раннесукцессионных видов (*Chamerion angustifolium*, *Artemisia rubripes* и др.), а также более светолюбивые папоротники (*Athyrium spinulosum*, *Diplazium sibiricum* и др.).

Синузии с доминированием *Diplazium sibiricum* широко представлены во влажных темнохвойно-кедровых и кедрово-темнохвойных лесах с хорошо развитым травяным покровом из папоротников, осок и разнотравья. Эти синузии наиболее активно развиваются на первых этапах сукцессий до формирования сомкнутого древостоя. В сомкнутых насаждениях они проявляют избирательность к более освещенным участкам.

Синузии с преобладанием *Athyrium spinulosum* также тяготеют к освещенным участкам и наиболее интенсивно разрастаются на первых этапах послепожарных сукцессий в свежих и влажных кедровниках и темнохвойно-кедровых лесах.

С влажными и освещенными местообитаниями также связана федерация вегетативно малоподвижных крупных папоротников. В свежих и влажных кедровниках и кедрово-темнохвойных лесах эту федерацию представляют 2 униона — Dryopteris bushiana и Athyrium rubripes. Синузии с господством этих видов чаще всего встречаются в просветах между деревьями и выступают в роли сопутствующих на фоне эдификаторных осоково-щитовниковых, разнотравно-щитовниково-осоковых и папоротниковых синузий.

Постоянными компонентами фитоценозов разных типов леса являются синузии вегетативно подвижного теневого мелкотравья. Данную федерацию пред-

ставляют 3 широко распространенных униона — Maianthemum bifolium, Pyrola renifolia и Waldsteinia ternata, общей чертой которых служит способность активно развиваться в условиях недостаточной освещенности под пологом как коренных, так и производных древостоев. Синузии с доминированием *Maianthemum bifolium* и *Waldsteinia ternata* достигают наилучшего развития в условиях достаточно богатых и влажных почв, близких к мезотрофным, а синузии с преобладанием *Pyrola renifolia* — на более сухих и менее богатых почвах, близких к олигомезотрофным.

Таким образом, синузиальная структура кустарничково-травяного яруса послепожарных фитоценозов зависит от характера повреждения огнем растительности и подстилки, а также тесно связана с условиями местообитания. Для определенных условий местообитания характерны свои ценообразующие синузии, которые в иных экологических условиях образуют лишь вкрапления в узких экологических нишах (западинках, микроповышениях и т. д.). Сукцессионную преемственность сообществ в ходе послепожарного восстановления отражают индикаторные синузии, являющиеся постоянными и характерными компонентами травяного покрова на всех этапах сукцессий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дылис Н. В. Структура лесного биогеоценоза. М.: Наука, 1969. 55 с. — *Дылис Н. В., Уткин А. И., Успенская И. М.* О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69. Вып. 4. С. 65—72. — *Иванова И. Т., Ярошенко П. Д., Берстюкова К. П.* Микрофитоценозы некоторых сообществ хвойно-широколиственных лесов Приморья // Комаровские чтения ДВ филиала АН СССР. Владивосток, 1963. Вып. 11. С. 51—85. — *Комарова Т. А.* Развитие *Chelidonium asiaticum* (*Papaveraceae*) при восстановлении кедрово-широколиственных лесов Южного Сихотэ-Алиня после пожара // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 8. С. 1052—1062. — *Комарова Т. А.* Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1986. 222 с. — *Корчагин А. А.* Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1976. Т. 5. С. 7—313. — *Крылов А. Г.* Жизненные формы лесных фитоценозов. Л.: Наука, 1984. 184 с. — *Лавренко Е. М.* Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова степей как результат жизнедеятельности животных и растений // Тр. БИН АН СССР. 1952. Вып. 8. С. 40—70. — *Лавренко Е. М., Свешникова В. М.* Об основных направлениях изучения экобиоморф в растительном покрове // Основные проблемы современной геоботаники. Л.: Наука, 1969. С. 10—15. — *Миняев Н. А.* Структура растительных ассоциаций. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 262 с. — *Назимова Д. И., Ермоленко П. М.* Динамика синузиальной структуры при лесовосстановительных сукцессиях в черневых кедровниках Западного Саяна // Динамика лесных биогеоценозов Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. С. 54—87. — *Норин Б. Н.* О функциональной структуре растительных группировок лесотундры // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 2. С. 170—183. — *Норин Б. Н.* Структура растительных сообществ Восточно-Европейской лесотундры. Л.: Наука, 1979. 200 с. — *Раменский Л. Г.* О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Бот. журн. 1952. Т. 37. № 2. С. 181—201. — *Серегин П. А.* О применении микроценотических методов при изучении смен лесных сообществ // Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимир, 1970. С. 295—305. — *Смирнов А. В.* Изменение структуры напочвенного покрова лесных ценозов при восстановительных сукцессиях // Науч. чтения памяти Н. Г. Попова (II чтения). Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1968. С. 3—22. — *Уранов А. А., Смирнова О. В.* Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. Вып. 1. С. 119—134. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Ярошенко П. Д.* Некоторые вопросы теории детерминантов в связи с мозаичностью растительных сообществ // Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимир, 1970. С. 369—382. — *Ярошенко П. Д.* Обзор работ советских исследователей по мозаичности растительных сообществ // Учен. зап. Владимирск. гос. пед. ин-та. Сер. ботаники. 1971. Вып. 2. С. 3—31. — *Clements F. E.* Plant succession: an analysis of the development of vegetation // Carnegie Inst. Washington. D. C. 1916. Vol. 242. 512 p. — *Daubenmire R.* Forest vegetation of northern Idaho and adjacent Washington and its bearing on concepts of vegetation classification // Biol. Monogr. 1952. Vol.

22. N 4. P. 301—330. — *Daubenmire R.* Plant communities: a textbook of plant synecology. N. Y.; London: Harper and Row, 1968. 300 p. — *Du Rietz G. D.* Classification and nomenclature of vegetation // Svensk Bot. Tidskr. 1930. N 24. P. 489—503. — *Greig-Smith P.* The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities // Ann. Bot. 1952. Vol. 16. P. 169—196. — *Grubb P. J.* The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche // Biol. Rev. 1977. Vol. 52. N 1. P. 104—145. — *Mueller-Dombois D., Ellenberg H.* Aims and methods of vegetation ecology. N. Y. etc.: Wiley, 1974. 567 p. — *Watt A. S.* Pattern and process in the plant community // J. Ecol. 1947. Vol. 35. N 1/2. P. 1—22.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 4 VI 1992

УДК 581.5 : 582.657.2

Н. П. Гуричева, В. А. Демьянов

О СТРУКТУРЕ АРИДНЫХ РЕДКОЛЕСИЙ. ФИТОГЕННОЕ ПОЛЕ *ATRAPHAXIS PYRIFOLIA* (*POLYGONACEAE*)

N. P. GURICHEVA, V. A. DEMYANOV. ON THE STRUCTURE OF ARID LIGHT FORESTS. PHYTOGENIC FIELD OF *ATRAPHAXIS PYRIFOLIA* (*POLYGONACEAE*)

В миндальниках стационара Кондара (Таджикистан) изучали структуру фитогенного поля курчавки грушелистной — одного из характерных представителей шибляковых сообществ аридных территорий Средней Азии. Установлено, что влияние этого кустарника на окружающие растения обнаруживается на расстоянии до 0.6—0.9 м от границы проекции его кроны.

Курчавка грушелистная — *Atraphaxis pyrifolia* Bunge (*Polygonaceae*) является одним из очень характерных представителей шибляковых сообществ аридных территорий Средней Азии. Ареал ее ограничен горными системами Памиро-Алая, Тянь-Шаня и Тарбагатая. Это растение обычно произрастает на высотах от 600 до 2000 (3000) м над ур. м. (Камелин, 1971; Запрягаева, 1976). В Варзобском ущелье Гиссарского хр., где проводились исследования, *A. pyrifolia* встречается от низовий р. Варзоб до урочища Кабуты (1800 м над ур. м.). В разреженных сообществах миндаля *Amygdalus bucharica*,[1] сумаха *Rhus coriaria*, чилона *Zizyphus jujuba*, составляющих основу аридных редколесий ущелья, курчавка чаще всего выступает в роли компонента — ассектатора. Редко встречается небольшими пятнами в виде зарослей по нижним частям склонов и по бортам ложбин стока (Флора и растительность..., 1971).[2]

A. pyrifolia — листопадный кустарник, крайний ксерофит (эуксерофит) (Овчинников, 1948), горносреднеазиатский вид (Камелин, 1971), вероятный «третичный тургаец» (Овчинников, 1948, 1971). По данным Запрягаевой (1971, 1976), в природных условиях курчавка размножается семенами, но всходы являются большой редкостью. По типу фенологического развития это — весенне-летний (ранневесенний) вид. Вегетацию начинает довольно поздно, в середине марта. В конце марта или в первой декаде апреля появляются бутоны. Цветет это растение зеленовато-белыми цветами в конце апреля и в первой половине мая. Плоды созревают и опадают в июне. Наблюдается частичный летний листопад. Полностью листья опадают в октябре. Взрослые особи достигают 2.5 м выс., многоствольные (до 25 ветвей, от 1.5 до 2.5

[1] Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

[2] По данным В. И. Запрягаевой (1976), на террасах рек (на аллювиальных отложениях, перекрытых чехлом лёсса) курчавка может выступать в роли эдификатора, образуя хорошо сформированные разнотравно-полынные и разнотравно-югановые курчавники.

см в диам.); диаметр кроны кустов до 1.5 × 2.5 м. У экземпляров, произрастающих на мелких почвах, подстилаемых гранитами, корневая система образована корнями 2 типов — растущими вертикально вниз по трещинам в скалистых породах и простирающимися в поверхностных слоях почвы (10—20 см) в стороны от куста на 2—3 м. Окончания этих корней часто располагаются у самой поверхности почвы и летом отмирают (Запрягаева, 1971, 1976). Предположительно длительность жизни отдельных особей *A. pyrifolia* превышает 50—60 лет.

Работа по выявлению размеров фитогенного поля (ФП) *A. pyrifolia* и влияния особей этого вида на горизонтальное сложение травяно-кустарникового яруса фитоценозов проводилась на одном из участков курчавково-разнотравно-юганового миндальника в ущелье р. Кондара (правый приток р. Варзоб). Пробная площадь размером 8 × 15 м располагалась на склоне ущелья (южная экспозиция, уклон ~ 30—35°). Почва маломощная, каменисто-щебнистая, с выходами коренных пород. На пробной площади отмечены 4 дерева *Amygdalus bucharica*, 1 дерево *Celtis caucasica* и 5 кустов курчавки, в расположении которых заметно тяготение к бортам имеющихся ложбин стока. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают однолетники (*Avena trichophylla*, *Anisantha tectorum*, *Alyssum dasicarpum*, *Crepis pulchra* и др.), а также многолетники из видов крупнотравья (*Prangos pabularia, Ferula violacea, Eremostachys hissarica, Cousinia refracta*), растущих равномерно группами по 2—3 особи, и более низкорослых видов (*Eremurus comosus*, *Trichodesma incanum*), растущих одиночно. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса достигает 55—60%. Проективное покрытие однолетников, заполняющих пространство между древесными и травянистыми многолетниками, равно 10—15%, но оно заметно увеличивается в пределах ценотического влияния древесных и кустарниковых пород (местами до 20—27%).

В качестве модельных образцов были выбраны 3 взрослых (генеративных) куста *Atraphaxis pyrifolia*, различавшихся по морфометрическим параметрам (табл. 1). Под пологом 2 более мощных кустов отмечены латки мха *Syntrichia desertorum*, *Bryum* sp. (до 5%) и запасы ветоши (до 20%; в основном старые ветви и листья кустарников, сухие остатки стеблей многолетних трав), что позволяет говорить (и в известной мере свидетельствует) об их большем абсолютном возрасте.

Материал для выявления ФП *Atraphaxis pyrifolia* (его горизонтальной протяженности и напряженности) собирали методом описания мелких учетных площадок. Рамки размером 0.30 × 0.30 м закладывали вплотную друг к другу вдоль хода линейных трансект протяженностью 2 м, ориентированных в радиальном направлении. Трансекты начинались у крайних стволиков кустарника и заканчивались в эфемерово-крупнотравных фоновых группировках.

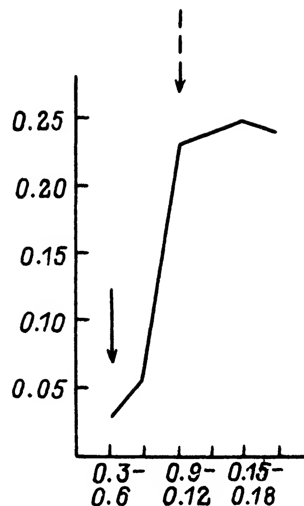
ТАБЛИЦА 1

Характеристика основных параметров модельных кустов *Atraphaxis pyrifolia*

Параметры	Кусты *Atraphaxis pyrifolia*		
	1	2	3
Высота кустов, м	1.0	1.2	0.9
Число стволиков:			
2.5—3.5 см в диам.	5	5	—
1.5 см в диам.	15	17	19
Размер кроны, м	1.5×2.5	1.5×2.0	0.35×0.90
Истинное покрытие кроной, %	80	85	75
Наличие мха, %	5	1—2	Нет
Наличие ветоши, %	15	20	3—5

Изменение коэффициента отличия ($d\rho$) в ФП *Atraphaxis pyrifolia*.

По оси абсцисс — расстояние, м; по оси ординат — значения $d\rho$. Сплошной стрелкой показано положение края кроны курчавки, штриховой — положение наружной границы ФП.



На учетных площадках определялось проективное покрытие видов. В общей сложности от 3 просмотренных кустов было заложено 9 трансект, вдоль которых были выполнены 54 описания растительности.

Градиент напряженности ФП *A. pyrifolia* был представлен рядом значений удаленности учетных площадок от крайних стволиков курчавки; мерой отличия служил коэффициент отличия И. Б. Погожева (Лащинский, Гинзбург, 1972)

$$\rho_i = \frac{1}{2}\sum |p_{ij} - p_i|,$$

где p_{ij} — доля участия i-го вида в общем проективном покрытии j-й площадки, p_i — доля участия того же вида в общем проективном покрытии на эталонной площадке, ρ_i — коэффициент отличия, изменяющийся от 0 до 1. Сравнивая каждую площадку с одной и той же эталонной площадкой, можно выявить закономерности пространственных изменений растительности. В качестве эталонной площадки использовали описания площадок, заложенных на фоновых эфемерово-крупнотравных концах трансект.

Рассчитанные величины ρ показали достоверную связь изменения растительности с расстоянием (l) от кустов *A. pyrifolia*. Квадрат корреляционного отношения $(\eta^2)\rho$ к l для 20 пар площадок по 4 трансектам для куста *1* оказался равным 0.513 ($P=0.95$), для 10 пар площадок по 2 трансектам для куста *2* — 0.810 ($P=0.95$), для 15 пар площадок по 3 трансектам для куста *3* — 0.566 ($P=0.95$).

Для выявления внутренней структуры ФП курчавки мы воспользовались методикой, разработанной В. И. Василевичем (1975). Были вычислены последовательные разницы $d=\rho_{A,\ j+1}-\rho_{A,\ j}$ (A — эталонная площадка), средняя разница и среднее квадратическое отклонение от всей совокупности значений ρ по всем трансектам для каждого куста. Можно ожидать, что с вероятностью 95% все положительные разницы не будут превышать $\bar{d}+2\sigma$, т. е. для куста *1* — величину $0.081+2\cdot0.086=0.253$, для куста *2* — $0.13+2\cdot0.097=0.324$, для куста *3* — $0.12+2\cdot0.094=0.308$.

На графике зависимости $d\rho$ от l (см. рисунок) видно, что на расстоянии (0.3—0.6)—(0.9—1.2) м от края кроны куста *3* обнаруживается зона с резкими колебаниями значений разницы величин коэффициента отличия, что позволяет говорить о существовании внешней границы поля (неоднозначное изменение величин коэффициента ρ на концевых отрезках трансект плохо отграничивает клинальную зону ФП от фоновых группировок). Для установления внешней границы ФП мы использовали методику, предложенную В. С. Ипатовым (Ипатов, Кирикова, 1985). Применив ее, мы установили, что внешняя граница ФП куста *1* удалена от края проекции его кроны на расстояние 0.6—0.9 м, для куста *2* — на 0.9—1.2 м, для куста *3* — на 0.6—0.9 м. Анализ обобщенных данных (изменения величин коэффициента отличия по всем трансектам кустов *1*—*3*) показывает, что граница ФП кустов *A. pyrifolia* проходит на расстоянии 0.6—0.9 м от края проекции крон кустов.

Для оценки влияния *A. pyrifolia* в пределах его ФП на растительность в целом мы использовали также такие характеристики растительности, как показатели разнообразия, в частности видовую насыщенность (разнообразие видов) и индекс разнородности Макинтоша. Видовая насыщенность (S) определялась на примыкающих друг к другу площадках 0.1 м^2, располагающихся в радиальных направлениях от крайних стволиков кустов курчавки. Индекс Макинтоша (H) вычислялся по формуле

$$H = \sqrt{\sum_{i=1}^{N} u_i^2},$$

где u_i — относительное обилие вида i; N — общее число видов на эталонных площадках (располагающихся на противоположных от кустов концах трансект) (Миркин, Розенберг, 1983). Полученные результаты свидетельствуют о том, что при увеличении напряженности ФП (по мере приближения к кустам *A. pyrifolia*) индекс разнородности также увеличивается. Это особенно заметно в пределах подкроновых пространств. С изменением расстояния от кустов курчавки связано 44—65% варьирования этого показателя.

Показатель видовой насыщенности (S) слабо реагирует на изменение напряженности ФП *A. pyrifolia*. Несколько большей видовой насыщенностью характеризуется внутренняя часть ФП курчавки. Наногруппировки внешней части ФП кустарника и фоновые группировки практически не различаются по видовой насыщенности (табл. 2).

Принятый нами способ расположения площадок (перпендикулярно краю проекции кроны куста) удобен для определения еще одного показателя, характеризующего строение нижних ярусов растительности, — конденсированности. Площадки, находящиеся внутри определенной части ФП, в пределах группы испытывают одинаковое воздействие со стороны куста *A. pyrifolia*. Это позволяет сравнить степень варьирования травяного покрова при разной напряженности ФП, что и отражается степенью конденсированности:

ТАБЛИЦА 2

Изменение некоторых характеристик травяного покрова ФП *Atraphaxis pyrifolia*

Показатели	Куст *1*			Куст *2*			Куст *3*		
	внутренняя часть ФП	внешняя часть ФП	фоновая наногруппировка	внутренняя часть ФП	внешняя часть ФП	фоновая наногруппировка	внутренняя часть ФП	внешняя часть ФП	фоновая наногруппировка
Индекс разнородности Макинтоша H	0.098	0.044	0.041	0.163	0.060	0.047	0.043	0.047	0.053
Степень конденсированности K	0.101	0.041	0.020	0.098	0.058	0.053	0.018	0.012	0.010
Видовая насыщенность S	7	6	5	6	5	5	9	6	4

$$K = \sqrt{R_0^2 - x_i^2},$$

где R_0^2 — средний квадрат индекса Макинтоша для отдельных площадок группы, x_i^2 — квадрат индекса Макинтоша для средней площадки с проективным покрытием видов, равным средним арифметическим (Василевич, 1971). Величина K тем выше, чем сильнее меняется растительность от площадки к площадке.

Было установлено, что конденсированность увеличивается по мере усиления влияния куста *A. pyrifolia* и во внутренней части ФП существенно превышает величину коэффициента *K*, вычисленного для фоновых эфемерово-крупнотравных группировок.

Таким образом, все использованные нами показатели (индекс разнородности Макинтоша, конденсированность, видовая насыщенность) обнаруживают зависимость от напряженности ФП курчавки, несмотря на относительно малую его протяженность (табл. 2). Как и у древесных пород (Гуричева, Демьянов, 1990), ФП *A. pyrifolia* структурировано: по степени напряженности выявляются 2 части — внутренняя (ограниченная краем проекции кроны кустарника) и внешняя, протяженность которой (по радиусу) достигает 0.6—0.9 м. Граница между ними довольно четкая, совпадает с краем проекции кроны кустов. Внешняя граница ФП нечеткая, расплывчатая.

Полученные данные позволяют предположить, что радиус ФП курчавки в 2 раза превышает радиус ее кроны.

О напряженности ФП *A. pyrifolia* в известной мере можно судить по изменению температуры воздуха в приземном слое под кроной и вне кроны куста. Как видно из табл. 3, эта разница составляет более 20 °С. Подобные локальные изменения гидротермических условий, несомненно, сказываются на состоянии подкроновых микрогруппировок.

ТАБЛИЦА 3

Влияние кроны *Atraphaxis pyrifolia* на температуру воздуха в приземном слое (1 VI 1989)

Часы наблюдений	Температура, °С		
	под кроной	вне кроны	разница
13	28	53	25
18	35	60	25

Формирующаяся в пределах ФП *A. pyrifolia* микрогруппировка неоднородна по горизонтальному сложению и представлена нанопоясной нанофитоценохорой (НФЦХ). В целом по видовому составу НФЦХ кустов сравнительно мало отличается от фоновых микрогруппировок (коэффициент сходства, по Жаккару, равен 0.56), но характеризуется большей видовой насыщенностью и бо́льшим общим проективным покрытием.

Специфичных для ФП *A. pyrifolia* видов («курчавколюбов») не выявлено, однако следует отметить, что из 30 видов, отмеченных в НФЦХ кустарников, 19 положительно реагируют на экологическую ситуацию, складывающуюся под пологом, особенно заметно — *Galium spurium* и *Drepanocaryum sewerzowii*, несколько слабее — *Crepis pulchra*, *Anisantha sterilis*, *Eremurus comosus*. У остальных видов реакция нейтральная или несколько отрицательная. Явно отрицательно реагируют на условия, складывающиеся в ФП курчавки, *Anisantha tectorum*, *Alyssum dasicarpum* (табл. 4). Скорее всего, набор видов в наногруппировках НФЦХ ФП *Atraphaxis pyrifolia* достаточно случаен (занос семян из ближайших фоновых микрогруппировок ветром, поверхностным стоком), но не исключена вероятность и локального накопления своего самостоятельного банка семян однолетних трав, особенно видов, улучшающих свою жизненность (в том числе и продуктивность семян) под пологом *A. pyrifolia*.

Выявляющееся своеобразие ФП, формируемого *A. pyrifolia*, определяется, по всей видимости, только физическими особенностями фитоида — в основном затеняющей и экранирующей ролью кроны и ветвей. Имеющиеся фитоценотические критерии не позволяют говорить о наличии биогенного воздействия курчавки

ТАБЛИЦА 4

Характеристика НФЦХ ФП *Atraphaxis pyrifolia* (среднее проективное покрытие, %; в скобках — встречаемость, %)

Виды растений	НФЦХ		
	наногруппировки		
	внутренней части ФП	внешней части ФП	прилегающей части фона
Многолетники			
Alcea nudiflora	—	5.0(5)	0.5(6)
Eremurus comosus	3.0(13)	1.0(5)	—
Prangos bucharica	—	50(5)	0.5(6)
Trichodesma incanum	—	2.0(5)	—
Однолетники			
Avena trichophylla	0.6(87)	2.4(71)	2.6(44)
Anisantha tectorum	1.8(53)	2.0(95)	4.1(75)
A. sterilis	1.2(87)	—	—
Bromus oxyodon	1.4(60)	0.5(14)	0.6(19)
B. danthoniae	—	0.5(5)	—
Taeniatherum crinitum	0.5(60)	0.6(48)	0.5(31)
Phleum paniculatum	0.5(33)	0.5(5)	0.5(13)
Callipeltis cucullaris	1.3(20)	0.5(24)	0.5(25)
Crepis pulchra	2.1(47)	0.5(29)	0.5(25)
Alyssum dasicarpum	1.6(47)	2.1(43)	2.4(64)
A. parviflorum	0.5(20)	0.5(10)	0.8(13)
Drepanocaryum sewerzowii	5.1(40)	0.5(14)	0.5(13)
Diarthron vesiculosum	0.5(7)	—	—
Geranium pusillum	0.8(27)	1.3(10)	0.5(6)
Galium spurium	3.7(93)	1.8(52)	1.1(38)
G. transcaucasicum	0.5(7)	—	—
G. tenuissimum	0.5(27)	0.5(19)	1.0(6)
G. verticillatum	0.5(13)	0.5(5)	—
Lappula sinaica	—	0.5(5)	—
Lens orientalis	0.5(7)	0.7(15)	—
Lathyrus inconspicuum	1.2(15)	1.2(57)	2.8(13)
Veronica ramosissima	—	0.5(14)	0.5(6)
Valerienella dactyllophylla	0.5(13)	—	—
Velezia rigida	0.5(7)	0.5(5)	—
Vicia angustifolia	0.5(7)	—	—
Papaver pavoninum	0.8(27)	3.0(19)	0.5(19)
Thlaspi perfoliatum	—	—	0.5(6)
Filago arvensis	—	—	0.5(6)
Всего видов	24	25	20
Локальная видовая насыщенность	6—9	5—6	4—5
Коэффициенты сходства (по Жаккару):			
наногруппировка внешней части ФП	0.63	—	—
наногруппировка прилегающего фона	0.50	0.66	—
микрогруппировки ФП в целом	—	—	0.56

на экотоп. Нужны специальные исследования с биохимическим анализом фитомассы и почв.

Таким образом, по предварительным данным, можно сделать заключение, что изменения, привносимые *A. pyrifolia* в горизонтальную структуру травяно-кустарничкового яруса миндальных сообществ, четко локализованы; после исчезновения фитоида следы его воздействия на экотоп, по всей вероятности, затухают.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В. И. Изменение разнообразия в ходе сукцессий лесной растительности в пойме // Анализ закономерностей растительного покрова речных пойм. Уфа: Изд-во Башкирск. гос. ун-та, 1971. С. 116—123. — *Василевич В. И.* Выявление границ в растительном покрове // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 3. С. 94—104. — *Гуричева Н. П., Демьянов В. А.* О структуре аридных редколесий. Фитогенное поле *Amygdalus bucharica* (*Rosaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 9. С. 1235—1247. — *Запрягаева В. И.* Ксерофильное редколесье (шибляк) и особенности его сезонного развития // Флора и растительность ущелья реки Варзоб. Л.: Наука, 1971. С. 126—134. — *Запрягаева В. И.* Лесные ресурсы Памиро-Алая. Л.: Наука, 1976. 595 с. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* Статистический анализ квантованности растительного покрова // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 2. С. 255—261. — *Камелин Р. В.* Видовой состав растительного покрова ущелья реки Варзоб. 1. Высшие растения // Флора и растительность ущелья реки Варзоб. Л.: Наука, 1971. С. 151—213. — *Лащинский Н. Н., Гинзбург Э. Х.* К методике определения влияния деревьев на структуру травяного покрова в парковых сосновых лесах Нижнего Приангарья // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1972. Т. 5. Вып. 1. С. 128—131. — *Миркин Б. М., Розенберг Г. С.* Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983. 134 с. — *Овчинников П. Н.* О главнейших типах древесной растительности Таджикистана // Сообщ. Таджикск. филиала АН СССР. 1948. Вып. 6. С. 27—29. — *Овчинников П. Н.* Ущелье реки Варзоб как один из участков ботанико-географической области Древнего Средиземья // Флора и растительность ущелья реки Варзоб. Л.: Наука, 1971. С. 396—447. — *Флора* и растительность ущелья реки Варзоб / Под ред. П. Н. Овчинникова. Л.: Наука, 1971. 511 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 X 1992

УДК 581.524 + 581.55

В. Х. Лебедева

ЗАЛЕЖНЫЕ СУКЦЕССИИ С УЧАСТИЕМ *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* (*ASTERACEAE*)

V. Kh. LEBEDEVA. OLD-FIELD SUCCESSION WITH PARTICIPATION OF *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* (*ASTERACEAE*)

Проведен анализ залежных сукцессий с участием амброзии полыннолистной в Северной Америке (по литературе) и в Ставропольском крае России (на примере трех залежей, различающихся наличием или отсутствием амброзиевого листоеда, возрастом, расположением и площадью). Рассматриваются причины того или иного течения сукцессий.

Амброзия полыннолистная *Ambrosia artemisiifolia* L. (*Ambrosiinae*, *Heliantheae*, *Asteraceae*) — однолетнее растение, родиной которого является Северная Америка. Во второй половине прошлого века амброзия была занесена в Европу и быстро распространилась по территории Англии, Голландии, Дании, Германии и других стран. Так, в Германии она известна с 1863 г., во Франции — с 1875 г., в Италии — с 1902 г. (Lawalreé, 1947). На юг она распространилась до Южной Америки и Африки (Bonnot, 1967). В России амброзия впервые была обнаружена в 20-х годах нашего века. С тех пор она широко распространилась, образуя

огромные очаги на юге европейской части России, на Украине, в Средней Азии, на Дальнем Востоке (Никитин, 1983). Продвижение амброзии на север ограничивается 52° с. ш., это, очевидно, северная граница ее потенциального ареала (Марьюшкина, 1986). На более высоких широтах амброзия прекрасно растет, но не натурализуется, так как не успевает завершить полный цикл развития (на юге Ленинградской обл. в сентябре автором были обнаружены почти метровые особи амброзии на стадии бутонизации). Распространение амброзии по территории нашей страны шло, очевидно, тремя независимыми потоками: с запада — из стран Восточной Европы, с юга — из Краснодарского края и Ставрополья, с востока — непосредственно из Северной Америки [о последнем пути свидетельствует сообщение В. А. Недолужко (1984) о занесении семян амброзии на Дальний Восток с семенами американской пшеницы]. Кстати, таким же образом (только с семенами клевера) амброзия была занесена в Европу. Таким образом, амброзия является превосходным примером растения с ареалом меньше потенциально возможного. В связи с хозяйственной деятельностью человека этот североамериканский элемент стал субкосмополитом (Bonnot, 1967).

Внедрение амброзии в растительные группировки на территории нашей страны внесло определенные изменения в ход залежных сукцессий. В задачи наших исследований входило, в частности, сравнение течения залежных сукцессий в Северной Америке, которая является родиной амброзии, и в нашей стране — новоприобретенном местообитании амброзии.

Рассмотрим сначала характер распространения амброзии в Северной Америке.

В Канаде амброзия полыннолистная наиболее распространена в атлантической части, в меньшей степени — на юге и является злостным сельскохозяйственным сорняком; на территории Восточной Альберты отмечена ее приуроченность к понижениям, берегам водоемов и озер как на окультуренных землях, так и в прериях (Moss, 1956; Bassett, Teresmae, 1962). Много работ посвящено распространению амброзии в США. S. Pickett, J. Baskin (1973) говорят об амброзии как об обычном летнем сорняке, распространенном в нарушенных местообитаниях центральных и восточных штатов. A. Lewis (1973) указывает на то, что только в г. Нью-Йорке в 1964 г. более 4000 га площадей было занято амброзией, на уничтожение которой пошло свыше 1.5 млн долларов. F. Bazzaz (1974) сообщает о доминировании амброзии после весенней вспашки на многих территориях восточной части США, где амброзия часто встречается не только на брошенных землях, но и на обочинах дорог, плотность ее при этом может быть очень велика. R. Willemsen (1975) подчеркивает, что амброзия — важный участник первой стадии залежной сукцессии и один из основных сорняков культурных полей.

Разные авторы приводят сведения о различном участии амброзии в залежных сукцессиях США. Среди рассмотренных нами залежей можно выделить две группы: залежи, на которых развитие растительности заканчивается травянистыми сообществами — прериями (в штатах Оклахома, Северная и Южная Каролина, Нью-Джерси); залежи, растительность которых восстанавливается в леса (штаты Северная Каролина, Индиана, Теннесси, Пенсильвания, Иллинойс, Нью-Брунсвик, Висконсин).

Для первой группы залежей C. Keever (1950) и G. Bard (1952) указывают амброзию в качестве возможного доминанта в 1-й год сукцессии наряду с *Oenothera biennis*, *Erigeron canadensis* (однолетники). Другие авторы (Rice, 1964; Pinder, 1975) приводят примеры залежей, на которых амброзии вовсе нет, а в 1-й год доминируют такие однолетники, как *Erigeron canadensis* и *Happlorus divaricatus*. Для второй группы залежей большинство авторов считают амброзию доминантом в 1-й год залежной сукцессии (Thomson, 1943; Quarterman, 1957; Bazzaz, 1968, 1975; Pickett, 1982). В качестве содоминантов указываются однолетники: *Erigeron canadensis, E. annuus, Setaria faberii, Barbarea vulgaris, Allium*

ТАБЛИЦА 1

Ход залежных сукцессий с травянистыми и лесными климаксовыми сообществами в США

Возраст залежей	Доминанты залежей, восстанавливающихся	
	в прерии	в леса
1 год	*Ambrosia artemisiifolia* *Erigeron canadensis* *Happlopus divaricatus*	*Ambrosia artemisiifolia* *Barbarea vulgaris* *Chenopodium album* *Erigeron canadensis* *Setaria faberi, S. glauca* *Polygonum pensilvanicum*
2—3 года	*Diodia teres* *Daucus carota* *Aster pilosus* *Solidago juncea* *Andropogon virginicus*	Виды рода *Erigeron* *Diodia teres* *Aster pilosus, A. ericoides* *Solidago canadensis* *Bromus japonicus*
5—15 лет	*Artistida oligantha* *Andropogon virginicus* Виды рода *Leptoloma* Виды рода *Panicum*	*Aristida oligantha* *Andropogon virginicus* *Aster pilosus* *Solidago altissima* *Chrysanthemum leucanthemum* *Hieracium pratense* *Oenothera biennis*
25—40 лет (климакс)	*Andropogon virginicus* *Panicum virgatum*	Виды родов *Ulmus, Acer, Quercus, Pinus, Populus* Травяной покров: *Poa compressa, Andropogon scoparium, Sanicula trifoliata*

vineale, Polygonum pensilvanicum, P. convolvulus. Дальнейший ход сукцессий на залежах приведен в табл. 1.

Анализируя участие амброзии в залежных сукцессиях, можно отметить, что она доминирует в 1—2-й год, в последующие годы ее значение сильно уменьшается, а на более поздних стадиях сукцессии с преобладанием многолетних злаков она исчезает вообще. Сравнивая значимость амброзии в наших двух вариантах залежных сукцессий, можно сказать, что амброзия более характерна для залежей с лесным климаксом (все авторы приводят ее как доминант на 1-м году сукцессии, многие приводят ее среди доминантов 2-го года, тогда как в прериях указываются залежи вовсе без амброзии). Вероятнее всего, это связано с экотопическими условиями на залежах: амброзия влаголюбива и лучше развивается там, где больше влаги, т. е. в тех местах, где восстанавливаются леса.

В целом в ходе залежных сукцессий однолетние виды сменяются многолетними. По характеру жизненных форм (Schmidt, 1981) господствующие в первые годы терофиты сменяются гемикриптофитами, а затем фанерофитами (в лесном варианте). Сравнивая два выделенных нами типа сукцессий, можно отметить их сходство, наличие общих видов, например из родов *Aster, Solidago, Erigeron, Andropogon*. Различие этих типов состоит в том, что в травянистом варианте уже с 3-го года начинают преобладать многолетние злаки, в лесном же варианте довольно долго господствуют многолетние бурьянные виды, преобладающие до тех пор, пока не разовьется медленно растущий древесный ярус.

Какими же факторами определяется многообразие залежных сукцессий? Разные авторы приводят различные причины, влияющие на ход залежных сукцессий. Обобщая их наблюдения, можно выделить следующие три группы факторов, значимых для сукцессий.

1. Биологические особенности видов

а) Жизненные циклы. Имеется множество примеров значимости этого фактора. Так, Keever (1950) рассматривает 2 вида — *Erigeron canadensis* и *Aster pilosus*. Семена 1-го вида созревают уже осенью, прорастают и развиваются в розетки, поэтому следующей весной этот вид опережает все прочие (в том числе и *Aster pilosus*). Семена 2-го вида прорастают весной, в 1-й год он существует под пологом *Erigeron canadensis*, на 2-й год *Aster pilosus* доминирует и цветет. Другой пример приводят D. Raynal и F. Bazzaz (1975): доминирующий в 1-й год яровой однолетник амброзия полыннолистная сменяется на следующий год зимующим однолетником *Erigeron canadensis*, развивающим в 1-й год розетки под пологом амброзии и доминирующим на 2-й год сукцессии благодаря опережающему развитию из этих розеток весной. Первый вариант с *Erigeron canadensis* реализуется при осенней распашке, второй — при весенней. Аналогично идет смена *Erigeron canadensis* многолетними видами из родов *Aster* и *Solidago*, доминирующих на 3-й год сукцессии. W. Hopkins и R. Wilson (1974) приводят следующую последовательность смены однолетних видов многолетними: в 1-й год доминирует *Erigeron canadensis*, на 2-й — *Aster ericoides*, на 3-й — *Solidago canadensis*. Интересен пример всплесков развития двулетнего вида *Daucus carota* с периодичностью в 2 года (на 2-й и 4-й годы сукцессии). Как указывает R. Borncamm (1981), в целом в ходе сукцессии происходит смена однолетников травянистыми многолетниками, а позже — древесными растениями.

б) Стратегия видов, жизненные формы. В ходе сукцессии идет смена видов с r-стратегией на виды с K-стратегией. Так, W. Schmidt (1981), изучая залежные сукцессии, выделил три стадии на основе различия стратегий видов, флористического состава и анализа жизненных форм: на первой стадии (2 года) доминируют сорные однолетники, бывшие ранее в посевах, в основном терофиты; на второй стадии преобладают гемикриптофиты (на 3—4-й год — из класса Artemisietea, на 5—6-й год — из класса Mollinio-Arrenatheretea); через 10 лет формируется ярус кустарников 5—6 м выс. (фанерофитов).

в) Репродуктивное поведение: характер семян, появление и развитие всходов. Влияние особенностей самих семян на участие видов в залежных сукцессиях рассматривают J. Hayashi и M. Numata (1967). Так, в 1-й год сукцессии лучше прорастают крупные семена (*Ambrosia artemisiifolia*, *Setaria lutescens*), более устойчивые к неблагоприятным условиям оголенного субстрата (колебаниям температуры, дефициту влаги, подвижности почвенных частиц, воздействию ветра). На 2-й год прорастают более мелкие и легкие семена (*Chenopodium album, Erigeron canadensis, Amaranthus retroflexus*), менее устойчивые к открытому субстрату 1-го года, прорастающие под пологом видов с крупными семенами и доминирующие на 2-й год сукцессии. Авторы указывают, что важными чертами пионерного вида 1-го года сукцессии являются более тяжелые семена, благоприятное воздействие низких температур, вспышка прорастания при низких температурах, особенно ранней весной. Raynal и Bazzaz (1973) отмечают важность в пространственных и временны́х изменениях в ходе сукцессий следующих факторов: запаса семян в почве, механизма распространения семян, семенной продуктивности. О значимости способа распространения семян говорят Hayashi и Numata (1968), отмечая следующую тенденцию: растения с семенами, распространяемыми птицами, доминируют в 1-й год сукцессии, распространяемыми ветром — на 2-й год. В целом во флоре залежей в 2 раза больше анемохорных видов, чем во флоре окружающих территорий (Schmidt, 1981).

2. Взаимоотношения

а) Взаимоотношения между видами. Различные примеры взаимоотношений между видами приведены при рассмотрении значимости жизненных циклов видов. Факторами, влияющими на исход взаимоотношений между видами, являются межвидовая конкуренция и аллелопатия. Например, конкурентные отношения между *Ambrosia artemisiifolia* и *Erigeron canadensis* на 2-й год сукцессии (Raynal, Bazzaz, 1975) — это в основном угнетение амброзии, подавление ее *Erigeron canadensis* за счет перехвата питательных веществ и изменения качественного состава света. Многие авторы, в частности R. Willemsen и E. Rice (1972), отмечают неспособность амброзии конкурировать за жизненное пространство на залежах дольше нескольких первых лет, после чего она вытесняется более конкурентно сильными видами. Keever (1950) отмечает, что амброзия активно развивается там, где нет конкуренции (например, при осенней или зимней перепашке залежей).

Рассмотрим теперь значимость аллелопатии (влияния токсических выделений) в ходе сукцессии. У некоторых видов при разложении растительных остатков образуются токсические вещества. Так, доминирование рассмотренного выше *Erigeron canadensis* в течение лишь одного сезона связано еще и с тем, что его всходы ингибируются разлагающимися взрослыми растениями, а также их корнями (Keever, 1950). G. Jackson и R. Willemsen (1976) отмечают, что почва второй стадии сукцессии с доминированием *Aster pilosus* ингибирует рост и плодоношение амброзии и *Raphanus raphanistrum*, тогда как почва первой стадии не ингибирует. Возможен иной механизм аллелопатического воздействия. E. Rice (1964) сообщает о том, что ряд пионерных видов ингибирует нитрифицирующие и азотфиксирующие бактерии и таким способом угнетает виды, требовательные к азоту (так, *Aristida oligantha* ингибирует все эти бактерии, что позволяет ей формировать в некоторые годы почти чистые заросли). Высокая ингибирующая способность отмечается у *Lactuca scariola, Amaranthus retroflexus, Erigeron strigosus, Setaria viridis, Ambrosia artemisiifolia.*

б) Взаимодействие с фитофагами. Часто не учитывается геоботаниками биогеоценотический фактор — влияние активности некоторых грызунов и насекомых на численность того или иного растения — участника залежной сукцессии и, следовательно, на ход самой сукцессии (Levin, 1966).

3. Характер залежи

Имеется в виду близость залежи к источникам семян, предыстория залежи (Thomson, 1943; Levin, 1966). Важны также сроки распашки. Так, Schmidt (1981) отмечает формирование разных сообществ при разных сроках вспашки. Hayashi и Numata (1967) сообщают о том, что при нарушении почвы поздней весной или летом после прорастания семян амброзии формируется сообщество с господством *Setaria faberii*, а не с господством амброзии. Willemsen (1975) отмечает, что амброзия доминирует на полях, нарушенных в апреле и мае; при вспашке в июне амброзии на полях мало (после мая семена амброзии находятся в состоянии вторичного покоя). Важными факторами являются также предыдущая культура с определенным набором сорняков, которые и будут основными участниками первой стадии сукцессии; экологические условия на залежи (например, недостаток или избыток влаги); запас семян в почве. Так, Raynal и Bazzaz (1973), анализируя залежи на лесных и степных почвах, различающихся по влажности, отмечали, что на более влажной лесной почве: а) в 3 раза больше число особей; б) больше запас семян в почве; в) больше число растений, достигших зрелости; г) лучше прорастают семена амброзии и *Lactuca scariola*. На более сухой степной почве выше видовое разнообразие, лучше прорастают семена *Setaria faberii* и *Abutilon theophrasti*.

Совокупным действием указанных, а также неучтенных здесь факторов определяется течение той или иной сукцессии.

Нам интересно было сравнить ход залежных сукцессий с участием амброзии в Северной Америке и в нашей стране. У нас в зонах массового распространения амброзия доминирует на любых нарушенных участках — обочинах дорог, полей, на оросительных канавах и свежих залежах. Это происходит из-за ее относительно высокой конкурентоспособности и, главное, из-за отсутствия естественных врагов. Интродукция из Северной Америки полосатого амброзиевого листоеда Zygogramma suturalis F. для биологической борьбы с амброзией внесла в систему аборигенные растения—амброзия новый, ранее отсутствовавший фактор. Таким образом, нас интересует взаимовлияние трех компонентов залежной сукцессии — аборигенных растений, амброзии и амброзиевого листоеда. К сожалению, нам не удалось подобрать идентичных участков со сходным набором видов, различающихся наличием и отсутствием листоеда («опыт» и «контроль»), поэтому пришлось судить о взаимоотношениях этих трех факторов косвенно.

Наши исследования проводились в Шпаковском р-не Ставропольского края. Нами рассматривались три залежи, различавшиеся по положению в рельефе, площади, набору видов и возрасту. Описание растительности на залежах проводилось по трансектам на площадках 50 × 50 см на первой залежи в течение 4 лет, на двух остальных — в течение 2 лет. При обработке материалов подсчитывались средние проективные покрытия видов по годам на разных залежах, проводились корреляционный и факторный анализы.

Для выявления закономерностей динамических процессов на залежах все виды были разбиты на группы по одно-, дву-, многолетности, по экологическим и ценотическим особенностям.

1. Однолетники: сегетально-рудеральные (*Ambrosia artemisiifolia*, *Chenopodium album* L., *Sonchus asper* (L.) Hill.), сегетальные (*Setaria glauca* (L.) Beauv., *Avena fatua* L.), рудеральные (*Xanthium strumarium* L., *Polygonum aviculare* L.), рудерально-степные (*Bromus japonicus* Thunb., *Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort.).

2. Двулетники: рудеральные (*Arctium tomentosum* Mill., *Carduus acanthoides* L.), рудеральные ксерофиты (*Centaurea diffusa* Lam.), сорно-луговые (*Daucus carota* L., *Medicago lupulina* L.).

3. Многолетники: рудеральные (*Artemisia vulgaris* L., *Plantago major* L.), рудерально-степные (*Euphorbia segueriana* Neck.), сегетально-рудеральные (*Cirsium incanum* (S. G. Gmel.) Fish., *Convolvulus arvensis* L.), сорно-луговые (*Elytrigia repens* Nevsky, *Picris hieracioides* L.), лугово-опушечные (*Poa pratensis* L.).

Подсчитывались число видов каждой группы в данный год, процент видов данной группы от общего числа видов на залежи. Это позволило проследить за изменением встречаемости видов разных групп в ходе сукцессий на различных залежах.

Что же представляют собой рассмотренные нами залежи? Первая залежь (*I*) достаточно большой площади (2.5 га), расположена она в обширной пойме. В исследуемое время она была окружена полями из зерновых. Здесь был выпущен амброзиевый листоед. В начале исследований (1983 г.) залежь представляла собой довольно живописную мозаику пятен амброзии, *Cirsium incanum*, *Centaurea cyanus* L. с примесью *Matricaria perforata* Mérat, *Galium aparine* L., *Thlaspi arvense* L., *Sonchus asper* и др. (табл. 2). Воздействия листоеда в этот год еще не было, растительность на залежи была однородной, поэтому залежь рассматривалась как единое целое. С 1984 г. на этой залежи можно было выделить две зоны — зону *А* с ранним воздействием листоеда, находящуюся рядом с дорогой и старой пестрой многовидовой залежью; зону *Б* с более поздним воздействием листоеда, удаленную от старой залежи, но граничащую с залежью с *Elytrigia repens*. Вторая

ТАБЛИЦА 2

Смена доминирующих видов на залежах в ходе сукцессий с амброзиевым листоедом и без него (Ставропольский край)

Залежи	1983 г.	1984 г.	1985 г.	1986 г.
I	*Cirsium incanum* *Ambrosia artemisiifolia* *Galium aparine* *Centaurea cyanus* *Matricaria perforata*	*Cirsium incanum* *Ambrosia artemisiifolia* *Galium aparine* *Avena fatua* *Centaurea cyanus*	*Setaria glauca* *Cirsium incanum* *Matricaria perforata* *Medicago lupulina* *Sonchus asper*	*Elytrigia repens* *Matricaria perforata* *Arenaria serpyllifolia* *Bromus japonicus* *Cirsium incanum*
Зона *А*	—	*Cirsium incanum* *Avena fatua* *Centaurea cyanus* *Medicago lupulina* *Ambrosia artemisiifolia*	*Medicago lupulina* *Cirsium incanum* *Matricaria perforata* *Arenaria serpyllifolia* *Avena fatua*	*Matricaria perforata* *Medicago lupulina* *Arenaria serpyllifolia* *Artemisia vulgaris* *Vicia sepium*
Зона *Б*	—	*Ambrosia artemisiifolia* *Elytrigia repens* *Matricaria perforata* *Lactuca serriola* *Centaurea cyanus*	*Elytrigia repens* *Setaria glauca* *Matricaria perforata* *Veronica polita* *Bromus japonicus*	—
II	—	*Ambrosia artemisiifolia* *Sinapis arvensis* *Fallopia convolvulus* *Chenopodium album*	*Ambrosia artemisiifolia* *Sinapis arvensis* *Convolvulus arvensis* *Lactuca serriola* *Arctium tomentosum*	—
III	*Ambrosia artemisiifolia* *Festuca pratensis* *Elytrigia repens* *Setaria glauca* *Medicago sativa*	*Ambrosia artemisiifolia* *Elytrigia repens* *Medicago sativa* *Centaurea diffusa* *Poa pratensis*	—	—

Примечание. Виды расположены по мере уменьшения проективных покрытий (средних в данном году на данной залежи). *I* — залежь с амброзиевым листоедом: зона *А* — прилегающая к дороге, лесополосе, старой залежи; зона *Б* — удаленная от старой залежи, расположенная рядом с залежью с *Elytrigia repens*. *II* — залежь без листоеда, между лесополосой и полем. *III* — залежь без листоеда, посев многолетних трав на остепненном плакоре. «—» — нет данных.

изученная залежь (*II*) — это узкая полоса (около 5 м шир. и 100 м дл.), протянувшаяся между кукурузным полем и лесополосой, находящимися в окружении нарушенных степных участков. Залежь представляла собой почти сплошной покров амброзии 1 м выс. с пятнами *Sinapis arvensis* L., *Xanthium strumarium*, *Chenopodium album*, *Fallopia convolvulus* (L.) A. Löve, *Convolvulus arvensis*, *Arctium tomentosum* и др. Листоеда здесь не было, залежь молодая (возможно, 1-го года, если судить по отсутствию сухих остатков растений). Последняя изученная залежь (*III*), которую залежью можно назвать условно, очевидно, была посевом многолетних трав *Festuca pratensis* Huds., *Medicago sativa* L. на остепненном возвышенном участке. Она занимает обширную площадь, на которой опять же доминирует амброзия 30—40 см выс., не достигающая здесь из-за недостатка влаги больших размеров. В малом количестве встречаются посеянные культурные виды, а также *Elytrigia repens*, *Cirsium incanum*, *Convolvulus arvensis*, *Setaria glauca*, *Medicago lupulina* и др. На близость степи указывают такие виды, как *Euphorbia segueriana*, *Reseda lutea* L. и др.

Рассмотрим ход сукцессии на первой залежи. В 1983 г. — 1-м году наблюдений — наибольшее покрытие имели амброзия и *Cirsium incanum*, меньшее — *Galium aparine*, *Centaurea cyanus*, *Matricaria perforata*, *Sonchus asper* (табл. 2). Малообильны, но с высокой встречаемостью (более 50%) были *Fallopia convolvulus*, *Chenopodium album*, *Setaria glauca*, *Veronica polita* Fries., *Viola arvensis*

Murr., с низкой встречаемостью (менее 20%) — *Elytrigia repens, Sinapis arvensis* и др.

Для выявления взаимосвязей между видами проводился факторный анализ (метод главных компонент с использованием корреляционной матрицы). На основе значений факторного веса видов по первым двум наиболее значимым факторам строилась схема расположения видов в факторном поле. Анализ расположения видов в факторном поле, а также анализ положительных и отрицательных корреляций между видами позволили выделить некоторые группы видов. Данные группы относительно обособлены в факторном поле, виды внутри групп связаны преимущественно положительно, виды из разных групп — отрицательно.

При обработке данных 1983 г. были взяты два наиболее значимых фактора с информативностью 0.152 и 0.113. В факторном поле этих факторов выделились следующие группы видов (в скобках после названия вида приведен факторный вес по первому и второму факторам).

1. Группа *Cirsium incanum* (—0.411, 0.026), в которую, кроме него, входят *Galium aparine* (—0.317, —0.076) и *Viola arvensis* (последний вид выброшен из факторного анализа, включен в группу на основании анализа дендрита, положительная корреляция с *Galium aparine* 0.19).

2. Группа однолетников, разделившаяся в факторном поле на две подгруппы. В первой подгруппе преобладают сегетально-рудеральные и сегетальные виды: *Chenopodium album* (0.235, 0.383), *Sonchus asper* (0.159, 0.129), *Setaria glauca* (0.197, 0.277); во второй — сегетально-рудеральные виды с озимыми и зимующими формами, присутствуют многолетние виды: *Thlaspi arvense* (0.360, —0.106), *Matricaria perforata* (0.261, —0.285), *Elytrigia repens* (0.063, —0.190). Амброзия (0.187, —0.039) и *Centaurea cyanus* (—0.095, 0.020) стоят особняком. Наличие двух групп отражает, очевидно, мозаичность покрова залежи (наличие пятен двух типов — с доминированием *Cirsium incanum* и с преобладанием сорных однолетников). Наличие же двух подгрупп связано с продвинутостью видов в ходе сукцессии: первая подгруппа с сегетальными яровыми сорняками тяготеет к «культурфитоценотическому» прошлому, вторая же (с зимующими однолетниками и многолетниками) направлена к следующим стадиям сукцессии. В 1984 г. на залежи опять же доминировали *Cirsium incanum* и амброзия (с встречаемостью 91 и 100% соответственно), в меньшем количестве встречались *Galium aparine, Sonchus asper, Centaurea cyanus, Avena fatua*. В этом же году началось уничтожение амброзии листоедом первоначально в зоне *А*, близкой к дороге и старой залежи. В факторном поле первых двух факторов (информативность 0.237 и 0.127) выделились уже три группы видов.

1. Группа амброзии (—0.368, —0.133), в которую входят положительно связанные с ней виды: *Sonchus asper* (—0.218, —0.256), *Matricaria perforata* (—0.185, —0.256), *Galium aparine* (—0.003, —0.338), *Lactuca serriola* (—0.176, 0.066) — сегетальные и сегетально-рудеральные.

2. Группа *Centaurea cyanus* («антиамброзиевая»), в нее входят *Centaurea cyanus* (0.384, —0.101), *Chenopodium album* (0.285, —0.151), *Viola arvensis* (последний вид из факторного анализа выброшен, положительно связан с *Centaurea cyanus*, коэффициент корреляции 0.679, и с другими членами группы), *Convolvulus arvensis* (0.261, 0.018) и др. — сегетальные и сегетально-рудеральные виды.

3. Группа *Cirsium incanum* (0.191, 0.442) с *Veronica polita* (—0.080, 0.410) и *Setaria glauca* (—0.154, 0.476), растущими под пологом *Cirsium incanum*.

Таким образом, наблюдается увеличение числа групп — выделение группы *Centaurea cyanus*, а также обособление группы амброзии. Видимо, это связано с разрастанием пятен *Centaurea cyanus*, захватывающим территории из-за наличия озимых форм, и в целом с расслоением залежи на пятна трех типов — с доминированием амброзии, *Cirsium incanum* и *Centaurea cyanus*. Кроме того, видно, что амброзия «собирает» вокруг себя сегетально-рудеральные и рудераль-

ные виды, а сегетальные виды тяготеют к группе *Centaurea cyanus*, что, видимо, свидетельствует о большей «рудеральности» амброзии. В 1985 г. амброзия была практически полностью уничтожена листоедом, на ее месте развились *Setaria glauca*, *Cirsium incanum*, *Matricaria perforata*, *Medicago lupulina*. С помощью факторного анализа были выявлены два наиболее значимых фактора (информативность 0.217 и 0.082). Были выделены две группы видов.

1. Группа *Centaurea cyanus* (0.310, 0.011), куда вошли *Cirsium incanum* (0.234, —0.187), *Lactuca serriola* (0.340, 0.080), *Medicago lupulina* (0.353, —0.080), *Daucus carota* (0.200, —0.287), *Artemisia vulgaris* (0.148, —0.018). Сборная группа, объединяющая одно-, дву-, многолетники — сегетальные, сегетально-рудеральные, сорно-луговые, лугово-опушечные, — группа, продвинутая сукцессионно.

2. Группа, объединяющая такие виды, как *Setaria glauca* (—0.294, 0.115), *Veronica polita* (—0.140, 0.033), *Sonchus asper* (—0.181, 0.247) — сегетальные и сегетально-рудеральные.

Уничтожение амброзии, разрастание и взаимопроникновение пятен, разрастание новых видов более поздних стадий сукцессии вызвали уменьшение числа групп. В 1986 г. уже наблюдается преобладание следующих видов: *Elytrigia repens*, *Matricaria perforata*, *Arenaria serpyllifolia* L., *Bromus japonicus*, *Cirsium incanum*, т. е. идет наступление злаков второй стадии сукцессии. В факторном поле двух факторов (информативность 0.213 и 0.109) выделились следующие группы, отражающие дальнейший ход сукцессии.

1. Группа *Elytrigia repens* (—0.523, —0.090) с *Plantago major* (—0.276, —0.066) и *Atriplex calotheca* (положительно связана с двумя предыдущими членами группы, коэффициенты корреляции 0.241 и 0.407 соответственно).

2. Группа однолетников (яровых и зимующих): *Matricaria perforata* (0.178, 0.365), *Viola arvensis* (0.235, 0.368), *Arenaria serpyllifolia* (0.391, 0.107), *Lactuca serriola* (0.175, 0.201).

3. Группа с преобладанием многолетников: *Erigeron canadensis* (в факторный анализ не вошел, но положительно связан с *Convolvulus arvensis*, коэффициент корреляции 0.472), *Cirsium incanum* (0.153, 0.064), *Lathyrus tuberosus* L. (0.083, —0.029), *Convolvulus arvensis* (0.235, —0.287), *Picris hieracioides* (0.101, —0.290), *Artemisia vulgaris* (0.168, —0.330).

Наличие двух групп многолетников отражает два типа хода сукцессии. Пятна видов более поздних стадий сукцессии образуются из точек попадания или наличия в почве зачатков на фоне однолетников первой стадии сукцессии. «Бурьянный» вариант сукцессии наблюдался в зоне *А*, близкой к дороге и старой залежи, там, где отмечено ранее воздействие листоеда. На месте ослабленной и (или) уничтоженной амброзии развились сначала одно- и двулетники, а в последующие годы — и многолетники бурьянного характера (*Artemisia vulgaris*, *Pioris hieracioides* и др.). Наиболее активно здесь развивались сорно-луговые и лугово-опушечные виды, что связано с близостью старой залежи и лесополосы (рис. 1, *I*, *А*). На другом конце первой залежи, в так называемой зоне *Б*, наблюдался «пырейный» вариант сукцессии (рис. 1, *I*, *Б*). На месте уничтоженной либо ослабленной амброзии наиболее активно развился *Elytrigia repens*, в меньшей степени — сорные однолетники *Setaria glauca, Matricaria perforata, Veronica polita, Bromus japonicus,* способные к вегетативному размножению. В один и тот же год в зоне *А* (рис. 2, *I*, *А*) выпадение однолетников идет быстрее, чем в зоне *Б* (рис. 2, *I*, *Б*), при одинаковом проценте многолетников. Изменение проективного покрытия амброзии в целом по первой залежи и в зоне *А* (в ходе сукцессии и под влиянием листоеда) приведено на рис. 3. В целом в зоне *А* активнее идет исчезновение сегетально-рудеральных видов, внедрение сорно-луговых видов (влияние близости старой залежи). В зоне *Б* отсутствуют лугово-опушечные виды (сказывается удаленность от лесополосы), относительно меньшую роль играют сорно-луговые многолетники, исчезают сорно-луговые двулетники (рис. 1). Все это свидетельствует о том, насколько важна близость

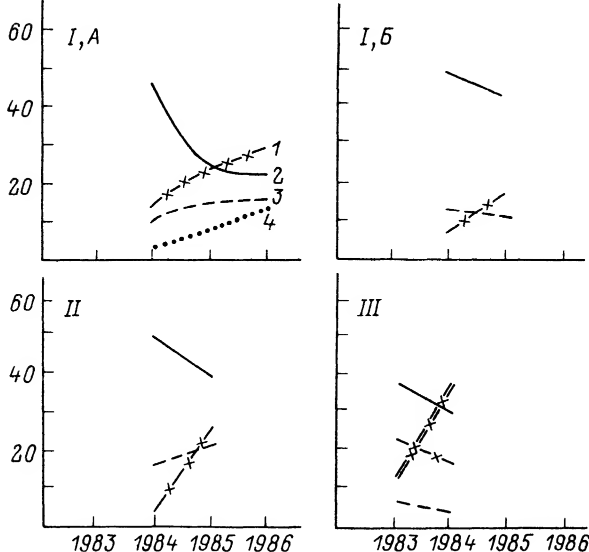


Рис. 1. Встречаемость групп видов в ходе сукцессии на разных залежах.

I, А; *I, Б*; *II*; *III* — обозначения залежей и зон *А*, *Б* (см. в тексте). Виды: *1* — сорно-луговые, *2* — сегетально-рудеральные, *3* — рудеральные, *4* — лугово-опушечные, *5* — сорно-степные. По осям абсцисс — годы; по осям ординат — встречаемость, %.

источников семян. В целом данный участок по сравнению с другими характеризуется средней долей однолетников и многолетников, что, очевидно, свидетельствует о среднем возрасте данной залежи.

На второй (*II*) из рассмотренных нами залежей (табл. 2) и без воздействия листоеда идут интенсивные процессы смены видов: уменьшается доля однолетников, внедряются многолетние виды (рис. 2, *II*), кроме того, снижается покрытие самой амброзии (рис. 3, *II*). Подобная динамичность объясняется тем, что на узкую залежную полосу легко проникают виды из окружающих растительных группировок. Наиболее активны здесь сорно-луговые и рудеральные виды, что объясняется близостью лесополосы и нарушенной степи. В целом здесь высокий процент сегетально-рудеральных видов, что связано с недавно существовавшим на этом месте культурфитоценозом, а также отсутствуют лугово-опушечные виды, несмотря на близость лесополосы, что свидетельствует о молодости данной залежи. О ее молодости свидетельствует также и то, что здесь максимальная доля однолетников и минимальная доля многолетников по сравнению с другими залежами. Наибольший прирост покрытия дают такие виды, как *Sinapis arvensis* (возможно, благодаря аллелопатическому потенциалу), *Galium tricornutum* Dandy, *Avena fatua, Lactuca serriola, Arctium tomentosum*, *Convolvulus arvensis* и др. Таким образом, данный вариант сукцессии можно назвать бурьянно-рудеральным, подчеркивая большое участие рудеральных видов.

На третьей залежи (*III*) — посеве многолетних трав на плакоре, без листоеда — динамические процессы в растительности идут замедленно по сравнению с предыдущими залежами: слабо уменьшаются проективное покрытие самой амброзии и доля однолетников, медленно повышается доля многолетников (рис. 2, *III*; 3, *III*). По сравнению с другими залежами здесь наименьшая доля однолетников и наибольшая — многолетников, что свидетельствует об относительно большом возрасте залежи. Кроме того, здесь наблюдается высокий процент сорно-степных и сорно-луговых видов, что вызвано засушливыми условиями и близостью нарушенных степных участков (сказывается положение на возвышенном остепнен-

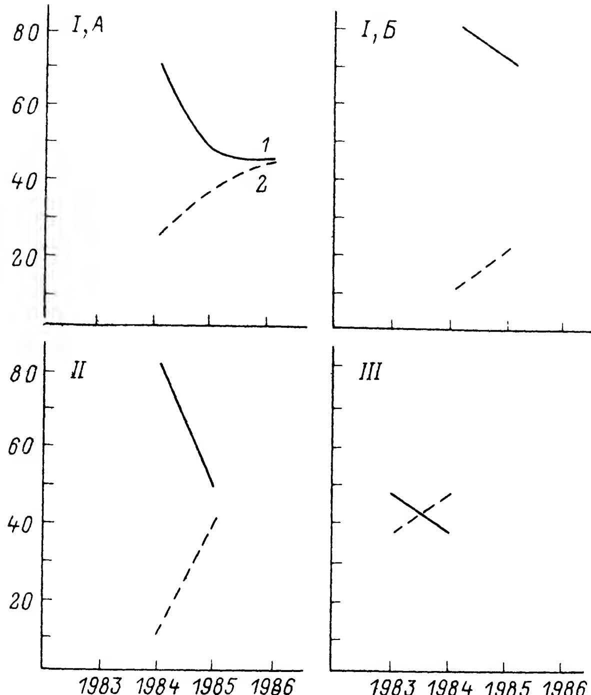


Рис. 2. Встречаемость однолетних и многолетних видов в ходе сукцессий на разных залежах.

Виды: *1* — однолетние, *2* — многолетние. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

ном плакоре). Наибольший прирост покрытия дают *Elytrigia repens*, *Bromus japonicus* (сорно-луговые виды), *Centaurea diffusa* (сорно-степной вид), *Cirsium incanum* и *Convolvulus arvensis* (сегетально-рудеральные виды). Замедление динамических процессов на данной залежи по сравнению с другими вызвано ее большой площадью.

Таким образом, нами определены следующие факторы, влияющие на ход сукцессий: фитофаг (в нашем случае — амброзиевый листоед), предыстория залежи (наличие в почве зачатков растений — семян, корневищ, корневых отпрысков), расположение залежи (относительно источников зачатков и в рельефе), площадь залежи, экотопические условия на залежи.

Сравнивая участие амброзии в залежных сукцессиях нашей страны и Северной Америки, можно отметить следующее. В районах массового распространения на территории нашей страны амброзия является основным доминантом первой стадии залежной сукцессии. Из-за отсутствия естественных врагов и относительно высокой конкурентоспособности амброзия подавляет местные сорные однолетники и, кроме того, несколько задерживает наступление второй стадии сукцессии. Таким образом, первая стадия сукцессии с доминированием амброзии у нас несколько длиннее, чем в Северной Америке (там это обычно максимум 1—2 года). В целом сукцессии с амброзией у нас и в Северной Америке сходны: сорные однолетники первой стадии (амброзия, виды из родов *Setaria, Polygonum, Chenopodium*) сменяются многолетними бурьянными видами (у нас — из родов *Artemisia*, *Picris* и др., в США — из родов *Aster*, *Solidago* и др.) и(или) многолетними злаками (в нашем случае — *Elytrigia repens*, в США — из родов *Andropogon, Panicum*). В нашей стране до появления амброзиевого листоеда амброзия господствовала на первой стадии залежной сукцессии. Внедрение листоеда привело к уменьшению значимости амброзии и соответственно к усилению

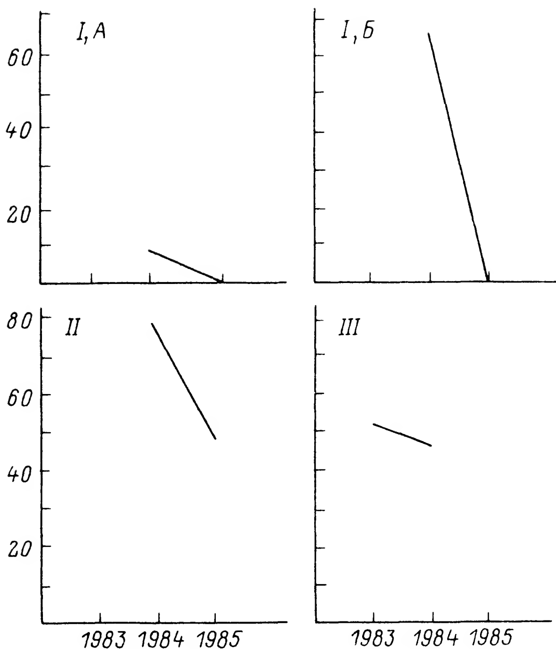


Рис. 3. Изменение проективного покрытия амброзии в ходе сукцессии на разных залежах.
По осям абсцисс — годы; по осям ординат — проективное покрытие, %. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

роли местных сорных видов, так что сукцессии с амброзиевым листоедом у нас стали аналогичны нормальным сукцессиям в Северной Америке. Листоед, таким образом, нормализует течение залежных сукцессий с амброзией в нашей стране, вызывая флуктуацию в пределах первой стадии сукцессии. Варианты сукцессий определяются комплексом как местных, так и географических факторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Недолужко В. А. Распространение *Ambrosia artemisiifolia* (*Asteraceae*) в Приморском крае // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 4. С. 527—529. — *Никитин В. В.* Сорные растения флоры СССР. Л.: Наука, 1983. 456 с. — *Марьюшкина В. Я.* Амброзия полыннолистная и основы биологической борьбы с ней. Киев: Наукова думка, 1986. 120 с. — *Bard G. E.* Secondary succession on the Piedmont of New Jersey // Ecol. Monogr. 1952. Vol. 22. N 3. P. 195—215. — *Bassett I. J., Teresmae J.* Ragweed, *Ambrosia* species in Canada, and their history in postglacial time // Can. J. Bot. 1962. Vol. 40. N 1. P. 141—150. — *Bazzaz F. A.* Succession on abandoned fields in the Schawnee Hills, southern Illinois // Ecology. 1968. Vol. 49. N 5. P. 924—936. — *Bazzaz F. A.* Ecophysiology of *Ambrosia artemisiifolia*: a successional dominant // Ecology. 1974. Vol. 55. N 1. P. 112—119. — *Bazzaz F. A.* Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois // Ecology. 1975. Vol. 56. N 2. 485—488. — *Bonnot E. J. Ambrosia artemisiifolia* // Bull. mens. Soc. Linn. 1967. An. 36. N 8. P. 348—356. — *Borncamm R.* Rates of change in vegetation during secondary succession // Vegetatio. 1981. N 36. P. 213—220. — *Hayashi J., Numata M.* Ecology of pionier species of early stages in secondary succession // Bot. Mag. Tokyo. 1967. Vol. 80. P. 11—22. — *Hayashi J., Numata M.* Ecology of pionier species of early stages in secondary succession. The seed production // Bot. Mag. Tokyo. 1968. Vol. 81. N 956. P. 55—56. — *Hopkins W. E., Wilson R. E.* Early oldfield succession on bottomlands of southern Indiana // Castanea. 1974. Vol. 39. N 1. P. 51—70. — *Jackson G. B., Willemsen R. W.* Allelopathy in the first stages of secondary succession on the Piedmont of New Jersey // Amer. J. Bot. 1976. Vol. 63. N 7. P. 1015—1023. — *Keever C.* Causes of succession on oldfield of the Piedmont, North Carolina // Ecol. Monogr. 1950. Vol. 20. N 3. P. 229—250. — *Lawalreé A.* Note complementaire sur les *Ambrosia* adventice en Europe

occidentale // Bull. Soc. Roy. bot. Belg. 1947. Vol. 87. Fasc. 2. P. 207—208. — *Levin M. N.* Early stages of secondary succession on the Coastal Plain, New Jersey // Amer. Midl. Nat. 1966. Vol. 75. N 1. P. 101—131. — *Lewis A. J.* Ragweed control technique. Effect on oldfield population // Bull. Torrey Bot. Club. 1973. Vol. 100. N 6. P. 333—338. — *Moss F. H.* Ragweed in southeastern Alberta // Can. J. Bot. 1956. Vol. 34. N 5. P. 763—767. — *Pickett S. T. A.* Population patterns through twenty years of oldfield succession // Vegetatio. 1982. Vol. 49. N 1. P. 45—59. — *Pickett S. T. A., Baskin J. M.* The role of temperature and light in germination behaviour of *Ambrosia artemisiifolia* // Bull. Torrey Bot. Club. 1973. Vol. 100. N 3. P. 165—170. — *Pinder J. E.* Effect of species remuval on an oldfield plant community // Ecology. 1975. Vol. 56. N 3. P. 747—751. — *Quarterman E.* Early plant succession on abandoned cropland in Central Basin of Tennessee // Ecology. 1957. Vol. 38. N 7. P. 300—309. — *Raynal D. J., Bazzaz F. A.* Establishment of early successional plant population on forest and prairie soil // Ecology. 1973. Vol. 54. N 6. P. 1335—1341. — *Raynal D. J., Bazzaz F. A.* Interference of winter annuals with *Ambrosia artemisiifolia* in early successional fields // Ecology. 1975. Vol. 56. N 1. P. 35—49. — *Rice E. L.* Ingibition of nitrogen-fixing and nitrificing bacteria by seed plants // Ecology. 1964. Vol. 45. N 4. P. 824—837. — *Schmidt W.* Ungestorte nud gelencte Sukzession auf Brachakern // Scr. geobot. 1981. Vol. 15. P. 113—128. — *Thomson J. W.* Plant succession on abandoned field in the Central Wisconsin sand area // Bull. Torrey Bot. Club. 1943. Vol. 70. N 1. P. 34—41. — *Willemsen R. W.* Dormancy and germination of common ragweed seed in the field // Amer. J. Bot. 1975. Vol. 62. N 6. P. 639—643. — *Willemsen R. W., Rice E. L.* Mechanism of seed dormancy in *Ambrosia artemisiifolia* // Amer. J. Bot. 1972. Vol. 59. N 3. P. 248—257.

Биологический институт
Санкт-Петербургского
университета

Получено 21 I 1992

УДК 581.15 : 581.47 : 582.998

Д. Д. Басаргин

ПАРАМЕТРЫ ПОПУЛЯЦИОННОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЛИНЕЙНЫХ КОМБИНАЦИЙ КАРПОМОРФ *SAUSSUREA PARVIFLORA* (*ASTERACEAE*)

D. D. BASARGIN. PARAMETERS OF POPULATION DIVERSITY OF LINEAR COMBINATIONS OF CARPOMORPHS OF *SAUSSUREA PARVIFLORA* (*ASTERACEAE*)

Исследованы некоторые параметры популяционного разнообразия линейных комбинаций карпоморф дальневосточной ветви *Saussurea parviflora*. Приводятся и обсуждаются фактические данные о непрерывной (количественной) изменчивости карпологических признаков популяций вида. По некоторым биометрическим показателям определены меры разнообразия и сходства сравниваемых популяций. На основе аналитической оценки сравнительных данных сделан вывод о низком уровне межпопуляционной дифференциации соссюреи мелкоцветковой в пределах обследованного ареала.

Евразиатский вид *Saussurea parviflora* (Poir.) DC. (subgen. *Saussurea*, sect. *Saussurea*, subsect. *Saussurea*), описанный из Сибири, в пределах дальневосточной части ареала является одним из широко распространенных растений флоры региона. Некоторые авторы ранее указывали для Дальнего Востока вид *S. neoserrata* Nakai (Nakai, 1952; Липшиц, 1962, 1979; Ворошилов, 1966; Kitagawa, 1979). В. Н. Ворошилов (1982, 1985) низвел *S. neoserrata* до ранга подвида *S. parviflora*, указав, что для Дальнего Востока характерен преимущественно подвид *S. parviflora* (Poir.) DC. subsp. *neoserrata* (Nakai) Worosch., а вне Дальнего Востока (Сибирь, восточноевропейская часть России) распространен subsp. *parviflora*. При этом Ворошилов (1982) делает существенную оговорку, что признаки обоих подвидов весьма ненадежны. Несомненно, соображения автора являются вескими. Действительно, различия между подвидами явно стираются, особенно в Забайкалье и Амурской обл. Мы солидарны с позицией Ворошилова, разделившего *S. parviflora* на 2 подвида. Размытость границ между подвидами

обусловлена тем, что виду *S. parviflora* с обширным ареалом свойственна классическая клинальная изменчивость. С продвижением в область Пацифики в популяциях *S. parviflora* наблюдается постепенная трансформация фенотипических признаков вегетативной системы, обладающей высокой степенью морфопластичности. Коллекционные материалы, изученные нами в отечественных гербариях (LE, MHA, MW, MOSM, NS, TK, VLA, Хабаровский педагогический институт), свидетельствуют о том, что полиморфизм *S. parviflora* отражает в основном особенности клинальной изменчивости популяций на пространстве Европа—Сибирь—Дальний Восток.

Дальневосточные популяционные группировки *S. parviflora* subsp. *neoserrata*, по результатам наблюдения in situ и ex situ, производят впечатление однообразия фенотипических систем по габитуальным чертам растений. Формы дефинитивных листьев (особенно стеблевых листовых пластинок), соцветий, стеблевых побегов, корневая система — основные морфоструктуры одного порядка вариабельности. В данной работе мы поставили конкретную задачу — провести экспериментальное изучение изменчивости более консервативных признаков, каковыми обладают карпоморфы. В сущности наша задача состоит в том, чтобы на примере модельных популяций определить характер (точнее, параметры) разнообразия карпологических признаков в целях получения данных об уровне межпопуляционной дифференциации, о фенотипической структуре популяций. Решение поставленной специальной задачи находим в изучении непрерывной (количественно) изменчивости популяций на основе морфогенетического анализа базовых исходных данных о варьировании показателей, связанных с линейными размерами карпоморф.

Материал и методы

Исследование локальных популяций в качестве модельных проведено в течение 1986—1991 гг. в трех географических районах на территории Хабаровского края: 1) в долине горно-таежных ключей хр. Малый Хинган (южнее и западнее г. Облучье); это район соприкосновения двух административно-территориальных образований — Амурской обл. и Хабаровского края; 2) на отрогах Малого Хингана (северо-восточнее пос. Биракан), в пределах бассейна р. Биракан — левого притока р. Бир, на полузаболоченных низинных участках, но без застойных поверхностных и грунтовых вод; 3) в верхней части долины р. Немта — правого притока р. Амур, ниже Хабаровска (в пределах административного района им. Лазо), на прибрежных лесистых участках, граничащих с болотными массивами марей. В соответствии с указанными тремя районами популяции обозначаются как S_1, S_2, S_3. Расстояния между популяциями — S_1—S_2 = 60, S_2—S_3 = 240, S_1—S_3 = 300 км. Во время полевых экспедиционно-маршрутных обследований модельных популяций выполнен соответствующий объем работ по сбору научного материала (гербарий, зрелые семянки-летучки, краткое описание обследуемых популяционных группировок). Карпоморфы именуются *A*—*P*-морфами (*A* — семянки, *P* — паппусы, хохолки). Определяли линейные размеры (с точностью до 0.5 мм) семянок (*A*) и внутренних щетинок паппусов (*P*). Линейные комбинации *A*—*P*-морф представлены разными вариантами пределов варьирования $A = i—k$ и $P = i—k$. Выборочные $A \times P$-матрицы записаны как 3 × 3 (при ширине разрядов $\Delta A = 1$ и $\Delta P = 1$ мм). Но в комбинационных рядах число комбинант не превышает 8 ($C = 8$), так как 9-й член ряда, вероятно, запрещен: это отсутствующие во всех выборках карпоморфы с пределами варьирования линейных размеров A = 3—4 и P = 8—9 мм. В целом фактически анализировали 4-компонентный дескриптор $D\,[A, P, A + P, A : P]$, т. е. карпоморфы с 4 основными показателями измерений. Непрерывную изменчивость популяций изучали в принципе методом дискретизации количественных призна-

ков. Некоторые статистические показатели определяли, пользуясь соответствующими руководствами (Джини, 1970; Зайцев, 1984). Обработка массивов исходных морфометрических данных выполнена в основном по методам, изложенным в ряде работ (Животовский, 1979, 1980, 1982, 1988, 1991; Басаргин, 1988). Определяли показатели меры разнообразия μ и R-сходства популяций по изучаемым признакам, а также доли h редких A—P-морф. Показатель μ вычисляется по формуле $\mu = \left(\sum_{i=1}^{m} \sqrt{p_i}\right)^2$, где p_i — относительная частота соответствующего признака, m — число морф в комбинационном ряду. С помощью показателя μ дается оценка разнообразия в единицах — среднее число морф в популяции. Приближенная формула для вычисления статистической (выборочной) ошибки s_μ следующая:

$$s_\mu \approx \sqrt{\frac{\mu\,(m-\mu)}{N}},$$

где m — число морф в комбинационном ряду, N — объем выборки.

Наряду со средним числом морф целесообразно определять показатель h — долю редких морф с соответствующей ошибкой:

$$h = 1 - \frac{\mu}{m}, \quad s_h \approx \sqrt{\frac{h\,(1-h)}{N}}.$$

Показатель h дает новую по сравнению с μ информацию о характере популяционного разнообразия. Если с помощью μ оценивается степень популяционного разнообразия, то с помощью h — структура этого разнообразия.

Показатель R попарного сходства популяций вычисляется по формуле $R = \sum_i \sqrt{p_i q_i}$, где p_i и q_i — частоты общих морф в сравниваемых выборках, т. е. с помощью показателя R оценивается сходство популяций по частотам морф. В тех случаях, когда каждая морфа представлена в обеих выборках (т. е. несовпадающие морфы отсутствуют: $p^0 = 0$ и $q^0 = 0$), статистическая (выборочная) ошибка s_R определяется по упрощенной формуле:

$$s_R \approx \frac{1}{2}\sqrt{\frac{N_1 + N_2}{N_1 N_2}(1 - R^2)},$$

где N_1 и N_2 — объемы сравниваемых выборок.

Попарное сравнение анализируемых выборок по соответствующим p—q-значениям линейных комбинаций карпоморф проведено также с использованием одной из симметричных мер сходства дескриптивных множеств, формулу такой меры заимствовали из работы Б. И. Сёмкина (1979):

$$K_{(x,y)} = \frac{2\sum_{i=1}^{n} \min(x_i, y_i) \cdot 100}{\sum_{i=1}^{n} x_i + \sum_{i=1}^{n} y_i},$$

где x и y — сравниваемые признаки. Но, поскольку в нашем исследовании вычислительные операции связаны только с относительными p—q-частотами, вышеприведенная формула предельно упрощается:

$$K_{(x, y)} = \sum_{i=1}^{n} \min (x_i, y_i).$$

Соответственно при максимальных показателях частот запись формулы идентичная, т. е.

$$K_{(x, y)} = \sum_{i=1}^{n} \max (x_i, y_i).$$

Заключительным является показатель K_0, представляющий собой разность, т. е. $K_0 = K_{max} - K_{min}$. При этом $K_{min} + K_{max} = 2_{const}$, слагаемые связаны между собой обратной зависимостью, а показатель K_0 принимает значения между 0 и 2.

Применение ряда методов анализа выборок мотивируется необходимостью оценки структуры данных в разных системах исчисления.

Результаты и их обсуждение

При всех достижениях современной популяционной биологии возможности аналитической оценки разнообразия генофонда видов и изменчивости внутривидовых (популяционных) группировок для большинства растений пока еще значительно ограничены; тем не менее исследования фенетических и фенотипических структур популяций являются продуктивными (см., например, Ларина, Еремина, 1982). При этом важное значение имеют методы экспериментальных измерений влияния эколого-географических факторов на генетический контроль количественных признаков растений. При изучении количественной (в частности, непрерывной) изменчивости популяций растений необходимо считаться с тем непреложным фактом, что количественные признаки являются полигенными маркерами (Животовский, 1984). По этим маркерам с той или иной степенью корректности можно судить о характере экоморфологической дифференциации внутривидовых (популяционных) группировок и вида в целом как генетико-таксономической единицы.

Хорошо известно, что взаимодействуют друг с другом не сами гены, а их продукты. Эти «надгенетические» взаимодействия продуктов работы генов называются эпигенетическими (Васильев, 1988). Эпигенетические процессы определяют фенотипическое разнообразие (полиморфизм) признаков популяций, фенотипическая дифференциация которых есть результат эпигенетической изменчивости организмов. Любой фен — эпигенетический продукт в современном понимании — является устойчивым состоянием порогового признака (threshold character) (Berry, Searle, 1963; Grüneberg, 1963). Таким образом, факторы среды оказывают основное влияние на эпигенетические структуры, которые определяют облик фенотипов, пороговые пределы варьирования количественных признаков.

У растений *S. parviflora* линейные размеры A-морф варьируют в пределах 3—6 мм, а P-морф — 6—9 мм. Модельными являются морфы с пределами варьирования $A = 4—5$ и $P = 7—8$ мм. Показатели частот модальных (M_0) морф для популяций следующие:

$$M_0\colon\ S_1 = 0.47,\ S_2 = 0.52,\ S_3 = 0.36.$$

По этим первым приведенным показателям видно, что популяция S_3 (правобережье р. Амур) заметно отличается от популяций S_1 и S_2, сходство которых значительное. Модальные A—P-морфы представляют собой признаковый Ch-паттерн *S. parviflora*. Показатели соотношений $A : P$ варьируют в пределах 0.43—0.83. Модальным является показатель 0.57, близкий к медианному значению ряда

0.43…0.83. Ранее было показано, что у большинства видов рода *Saussurea* превалируют показатели $A:P \to 0.50$ (Басаргин, 1988). Морфы с крайними значениями показателей $A:P$ (0.43, 0.83) по существу являются аберрантными структурами. Оптимальными A—P-морфоструктурами являются те, показатели $A:P$ которых имеют значения в пределах 0.50—0.60. Согласно результатам сравнения выборочных данных, A—P-морфы с такими показателями соотношений составляют в популяциях максимум 70—80% от общей численности.

Из результатов массовых измерений видно, что показатели средних значений для A-морф (семянок) популяций весьма близки. У популяции S_3 внутренние щетинки паппусов (P-морфы) «чуть-чуть» короче (табл. 1). Поэтому общая длина $(A+P)$ карпоморф в популяции S_3 несколько меньше. Нахождение показателей средней гармонической взвешенной H по результатам сравнения 8 разнообъемных выборок ($n_1=50$, $n_2=100$, …, $n_8=400$) привело к результату, согласно которому для S_1 пределы варьирования H равны 12.10—12.34, а для S_3 — 11.76—12.05. Показатели H также являются подтверждением того, что действительно карпоморфы у S_3 по общей длине $(A+P)$ короче, чем у S_1.

Определение силы связи между признаками A и P всех популяций при

ТАБЛИЦА 1

Биометрические показатели варьирования линейных размеров, мм, A- и P-морф (семянок и внутренних щетинок паппусов) в популяциях *Saussurea parviflora* subsp. *neoserrata*

S	M		σ		v	
	A	P	A	P	A	P
S_{1a}	4.63±0.03	7.20±0.02	0.56±0.02	0.46±0.01	12.10±0.43	6.39±0.23
S_{1b}	4.45±0.03	7.23±0.02	0.60±0.02	0.46±0.01	13.48±0.48	6.36±0.22
S_1	4.54±0.03	7.21±0.02	0.57±0.02	0.46±0.01	12.55±0.44	6.38±0.22
S_2	4.57±0.02	7.28±0.02	0.48±0.02	0.52±0.02	10.50±0.37	7.14±0.25
S_3	4.55±0.03	7.09±0.02	0.58±0.02	0.53±0.02	12.74±0.45	7.47±0.26

Примечание. S — популяционные группировки: S_1, S_{1a}, S_{1b} —Малого Хингана (a — растения сухих, b — переувлажненных участков местообитания), S_2 — отрогов Малого Хингана, S_3 — правобережья р. Амур (верхняя часть долины р. Немта); M — среднее значение; σ — среднее квадратическое отклонение; v — коэффициент вариации. Объем выборок $N=500$ (5000 измерений, данные 1989 г.).

взвешенных рядах, т. е. вычисление коэффициентов корреляции r, показало, что значения r находятся в пределах 0.22—0.23. Между признаками A и P имеется положительная, но весьма слабая зависимость. Вероятно, семянки и паппусы имели в процессе эволюции разное, в какой-то степени независимое происхождение. В результате эти органы, образующие единую летательную A—P-систему, на современном этапе эволюции довольно слабо «притерты» друг к другу, хотя соотношения $A:P$ характеризуются тенденцией приближения к показателю 0.50. По показателю r различия между популяциями не улавливаются.

Приведенные данные (табл. 1) свидетельствуют о том, что по биометрическим показателям варьирования линейных размеров карпоморф исследуемые популяции характеризуются своеобразной одномерностью. По частотам соответствующих линейных комбинаций карпоморф определили показатели степени и структуры разнообразия популяций (табл. 2). Новые показатели (табл. 2) в значительной мере соответствуют данным табл. 1, в особенности по A-морфам.

О слабой межпопуляционной дифференциации в наибольшей степени свидетельствуют показатели сходства популяций по частотам морф (табл. 3).

Для большей уверенности в репрезентативности полученных данных (табл. 1—3) был проведен новый эксперимент — вариант анализа 8 разнообъемных независимых выборок из генеральной совокупности ($n_1=50$, $n_2=100$, $n_3=150$, …, $n_7=350$, $n_8=400$, т. е. соседствующие выборки отличаются друг от друга объемом

ТАБЛИЦА 2

Показатели степени и структуры популяционного разнообразия линейных комбинаций карпоморф (*A*, *P*)

S	μ_A	μ_P	μ_{A+P}	*h*
S_{1a}	2.62±0.044	1.93±0.016	4.88±0.104	0.187±0.017
S_{1b}	2.65±0.043	2.31±0.088	5.71±0.161	0.286±0.020
S_1	2.62±0.045	2.16±0.060	5.34±0.168	0.332±0.021
S_2	2.40±0.053	2.43±0.053	5.57±0.164	0.304±0.020
S_3	2.66±0.043	2.34±0.055	6.05±0.154	0.244±0.019

Примечание. *S* — популяции (см. табл. 1), μ — меры разнообразия, *h* — доли редких морф.

ТАБЛИЦА 3

Показатели парных мер сходства сравниваемых популяций

Меры сходства	Пары популяций			
	S_1—S_2	S_2—S_3	S_1—S_3	S_{1a}—S_{1b}
R_A	0.99	1.00	0.99	0.99
R_P	0.98	0.98	0.98	0.99
R_{A+P}	0.96±0.009	0.96±0.006	0.97±0.007	0.98±0.006
K_{min}	0.88	0.81	0.85	0.85
K_{max}	1.12	1.19	1.15	1.15
K_0	0.24	0.28	0.30	0.30

$n = 50$). Это мотивировалось необходимостью проследить за «чувствительностью» популяций, т. е. за изменением искомых показателей с возрастанием объема выборок. Предварительно определили объем репрезентативной (т. е. достаточной по численности) выборки по формуле

$$N = (t\sigma/\Delta)^2,$$

где N — искомый объем репрезентативной выборки, t — критерий достоверности Стьюдента, σ — среднее квадратическое отклонение, Δ — допустимая погрешность определения средней арифметической. Искомая величина $N = 196$. В окончательном виде принята величина $N = 200 \pm 10$, т. е. это срединная выборка $n_4 = 200$. Ориентируясь на найденную величину N, определили показатели μ для популяций S_1 и S_3 по частотам *A*- и *P*-морф 8 разнообъемных выборок (табл. 4). Судя по пределам (lim) варьирования показателей μ, популяция S_3 по сравнению с S_1 является более выровненной (табл. 4). Но в целом табличные показатели находятся в крайне слабой зависимости от возрастания объема выборки. С возрастанием объема выборки в 8 раз показатель μ для *A*-морф изменяется всего лишь в 0.01 (S_1) и 0.06 (S_3) раза. Но достаточно строго прослеживается закономерная тенденция уменьшения статистической (выборочной) ошибки показателя μ с возрастанием объема выборки. Сравнительная оценка показателей μ (табл. 4) дает основание заключить, что срединная выборка $n_4 = 200$ отвечает требованиям репрезентативности. В табл. 4 также не отражены сколько-нибудь значительные параметры межпопуляционной дифференциации, так как наблюдается устойчивый тренд в одномерности изменчивости *A*- и *P*-морф популяций. В табл. 5 показатели имеют близкие или даже совпадающие значения начиная с выборки n_4, а в выборках n_{6-8} показатели выравниваются, но значительно варьируют в n_{1-3}. Предел варьирования показателя μ у S_1 почти в 5 раз превосходит таковой у S_3. Это означает, что показатели μ для S_1 по сравнению с S_3 более «чувствительны» к изменению объема выборок ($n_1 - n_6$). Как и по

ТАБЛИЦА 4

Показатели степени разнообразия μ *A*- и *P*-морф в зависимости от равномерного возрастания объма *N* выборок

№ п. п.	*N*	S_1		S_3	
		A	*P*	*A*	*P*
1	50	2.50±0.158	2.00±0.120	2.53±0.154	2.72±0.123
2	100	2.34±0.124	2.40±0.119	2.72±0.087	2.69±0.091
3	150	2.22±0.107	2.50±0.091	2.79±0.062	2.59±0.084
4	200	2.25±0.092	2.53±0.077	2.75±0.059	2.50±0.079
5	250	2.34±0.078	2.53±0.069	2.69±0.058	2.46±0.073
6	300	2.53±0.063	2.56±0.061	2.69±0.053	2.53±0.063
7	350	2.50±0.060	2.62±0.053	2.66±0.051	2.62±0.053
8	400	2.53±0.055	2.62±0.050	2.69±0.046	2.56±0.053
Lim		0.31	0.62	0.26	0.26

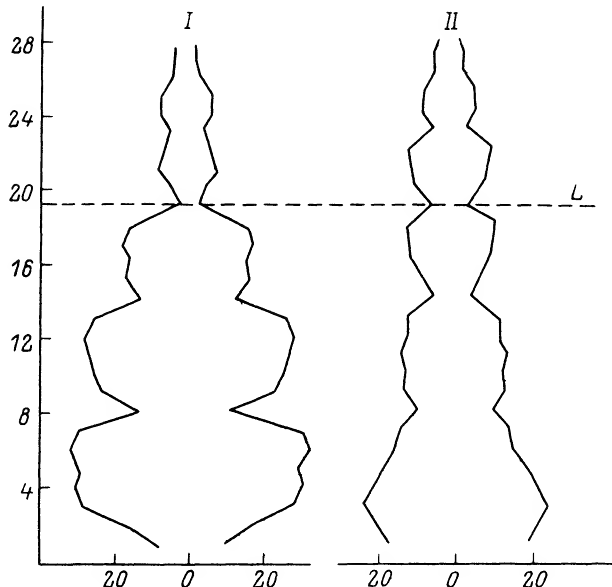
ТАБЛИЦА 5

Показатели степени μ и структуры *h* разнообразия линейных комбинаций *A*+*P*-морф в зависимости от равномерного возрастания объема *N* выборок

№ п. п.	*N*	μ		*h*	
		S_1	S_3	S_1	S_3
1	50	3.80±0.302	5.62±0.394	0.240±0.060	0.197±0.056
2	100	4.28±0.271	6.00±0.245	0.290±0.045	0.143±0.035
3	150	4.92±0.261	6.10±0.278	0.297±0.037	0.237±0.034
4	200	5.15±0.218	5.90±0.249	0.264±0.031	0.262±0.031
5	250	5.29±0.190	5.95±0.220	0.244±0.027	0.256±0.028
6	300	6.00±0.200	6.00±0.200	0.250±0.025	0.250±0.025
7	350	6.15±0.180	6.10±0.182	0.231±0.022	0.237±0.023
8	400	6.15±0.169	6.10±0.170	0.231±0.021	0.237±0.021
Lim		2.35	0.48	0.066	0.119

данным табл. 4, популяция S_3, согласно другим параметрам (табл. 5), представляется значительно выровненной, однако по пределу варьирования показателя *h* превосходит популяцию S_1 в 1.8 раза.

Сущность данных табл. 5 наиболее полно раскрывается в приводимом рисунке, в котором кайт-диаграммы, построенные по показателям сходства K_{min}, K_{max} и K_0 всех 28 сравниваемых пар выборок (фенонов), отражают наибольшую «чувствительность» популяции S_1, а популяция S_3, согласно графику, представляется более выровненной, что подтверждается данными предыдущих таблиц. Приводимый график весьма нагляден в том смысле, что основная информация о характере изменчивости популяций заключена в пределах выборок n_1—n_4, т. е. до *L* — линии репрезентативности (F_{19}, n_4—n_5). Выше этой линии показатели выравниваются, и на уровне «горлышка» (F_{28}, n_7—n_8) для обеих популяций $K_0 = 0.06$. Таким образом, в нашем примере получается, что с возрастанием объема выборок меры их сходства возрастают, т. е. их различия стираются (обратная зависимость $R \to 1$, $K_0 \to 0$). При анализе массового материала увеличение объема выборок сверх линии *L* усиливает тенденцию «прижимания» к нулевой оси линий графика кайт-диаграммы. Если выше линии *L* $K_0 \to 0$, то ниже ее K_0 стремится к максимальному значению. В итоге репрезентативная выборка занимает некое срединное положение между выборками малого и большого объемов.



Кайт-диаграммы сходства сравниваемых популяций *Saussurea parviflora* по 8 разнообъемным выборкам линейных комбинаций $A + P$-карпоморф.

I — популяция S_1 (Малый Хинган), *II* — популяция S_3 (бассейн р. Немта, правобережье р. Амур). По оси абсцисс — показатели сходства разнообъемных выборок $K(x, y)$ (x — минимальные, y — максимальные значения показателей); по оси ординат — феноны F_i (сравниваемые пары выборок). L — линия репрезентативности (F_{19}, n_4—n_5).

Сходство популяций S_1 и S_3 по 8 выборкам выражается показателем $R = 0.93 \pm 0.013$. Судя по конфигурации кайт-диаграмм и показателю R, сравниваемые популяции обладают хотя и слабо выраженным, но все же заметным признаком дивергенции на общем фоне гомоморфности. Аналитическая оценка разнообразия и сходства изучаемых признаков позволяет в какой-то мере установить прямую связь уровня дифференциации популяций с длительностью и степенью их пространственной изоляции. Незначительность влияния среды на разнообразие карпоморф можно объяснить двумя факторами — невысоким уровнем гетерогенности популяций и их стенотопностью. Как отмечает А. Г. Васильев (1982), в сходных условиях среды темп дифференциации изолятов замедлен по сравнению со скоростью дифференциации экоморф, обитающих в резко различающихся условиях. Но наряду с этим закономерна и другая ситуация. Длительная изоляция популяций в сходных условиях сопряжена с некоторыми неизбежными подвижками в генетических процессах при слабо заметных морфологических различиях.

Заключение

Изучение параметров популяционного разнообразия линейных комбинаций карпоморф *Saussurea parviflora* (дальневосточная часть ареала) на примере модельных популяций показало их высокий уровень гомоморфности, сходства фенотипического состава по карпологическим признакам. Этот факт можно объяснить слабо выраженной гетерогенностью дальневосточных популяций вида и их стенотопностью на современном этапе эволюции. При этом явно ограничено влияние факторов внешней среды на генетический контроль количественных признаков карпоморф. Найденные показатели мер разнообразия и сходства изученных признаков свидетельствуют о стабильности популяционного моно-

морфизма *S. parviflora*. Аналитическая оценка непрерывной (количественной) изменчивости признаков в рамках соответствующего дескриптора в разных системах исчисления показала, что с помощью кайт-диаграмм можно выявить более наглядную картину особенностей внутривидовой дифференциации даже при малых пределах варьирования признаков. В этом случае метод построения графических схем основан на сравнении определенного числа разнообъемных выборок. Полученные разультаты позволяют предположить, что устойчивый тренд в относительной одномерности количественной изменчивости признаков является отражением генофенетических особенностей дальневосточной консервативной ветви *S. parviflora* на современном этапе эволюции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Басаргин Д. Д. Изменчивость карпологических признаков *Saussurea* (*Asteraceae*) Дальнего Востока // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 4. С. 540—547. — *Васильев А. Г.* Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок с разной степенью пространственной изоляции // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 15—24. — *Васильев А. Г.* Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 158—169. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока (конспект с таблицами для определения видов). М.: Наука, 1966. 477 с. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Ворошилов В. Н.* Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М.: Наука, 1985. С. 139—200. — *Джини К.* Средние величины. М.: Статистика, 1970. 447 с. — *Животовский Л. А.* Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биол. 1979. Т. 40. № 4. С. 587—602. — *Животовский Л. А.* Показатель внутрипопуляционного разнообразия // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 6. С. 828—836. — *Животовский Л. А.* Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38—44. — *Животовский Л. А.* Интеграция полигенных систем в популяциях. Проблемы анализа комплекса признаков. М.: Наука, 1984. 181 с. — *Животовский Л. А.* Об использовании количественных признаков в фенетике популяций // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 185—190. — *Животовский Л. А.* Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с. — *Зайцев Г. Н.* Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с. — *Ларина Н. И., Еремина И. В.* Некоторые аспекты изучения фено- и генофонда вида и внутривидовых группировок // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 56—69. — *Липшиц С. Ю.* Род Соссюрея, Горькуша — *Saussurea* DC. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 27. С. 361—535. — *Липшиц С. Ю.* Род *Saussurea* DC. (*Asteraceae*). Л.: Наука, 1979. 282 с. — *Сёмкин Б. И.* Эквивалентность мер близости и иерархическая классификация многомерных данных // Иерархические классификационные построения в географической экологии и систематике. Владивосток, 1979. С. 97—112. — *Berry R. J., Searle A. G.* Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton // Proc. Zool. Soc. 1963. Vol. 140. N 4. P. 577—615. — *Grüneberg H.* The pathology of development. A study of inherited disorders in animals. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1963. 309 p. — *Kitagawa M.* Neo-Lineamenta Florae Manshuricae. Vaduz: Cramer, 1979. 715 p. — *Nakai T.* A synoptical sketch of Korean flora // Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo. 1952. N 31. P. 118—119.

Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН
Владивосток

Получено 17 VI 1991

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.26

К. А. Любомирова, Л. А. Рундина

НОВЫЙ РОД ИСКОПАЕМЫХ ЗИГНЕМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*ZYGNEMATALES*, *CHLOROPHYTA*) И ЕГО СОВРЕМЕННЫЕ АНАЛОГИ

K. A. LUBOMIROVA, L. A. RUNDINA. A NEW GENUS OF FOSSIL ZYGNEMATACEEN ALGAE (*ZYGNEMATALES*, *CHLOROPHYTA*) AND ITS RECENT ANALOGS

Описан новый род ископаемых зигнемовых водорослей из среднего и верхнего олигоцена. Материал собран на севере Тюменской обл. в речных береговых обнажениях. По форме и размерам зигоспор, по строению (скульптуре) мезоспория новый род наиболее близок к представителям современного рода *Mougeotia* (секция *Mesocarpus*, группа *Laetevirens*). Сделана попытка реконструкции картины конъюгации у ископаемой водоросли.

Наибольшее разнообразие микроскопических ископаемых водорослей, являющихся прямыми аналогами современных конъюгат, было выявлено авторами при совместных исследованиях в отложениях олигоцена и миоцена на севере Западной Сибири. При этом оказалось возможным достоверно определить систематическую принадлежность ископаемых водорослей до рода, а в отдельных случаях — до вида. Идентификация и последующее сравнение с современными зигнемовыми осложнялись тем, что в ископаемом состоянии сохранились только зигоспоры.

В отложениях среднего и верхнего олигоцена (новомихайловская и туртасская свиты) на территории Западно-Сибирской низменности отмечено значительное количество зигоспор зигнемовых характерной формы, весьма сходных с зигоспорами современных видов *Mougeotia* (*Zygnematales*, *Chlorophyta*). Доля этих зигоспор достигала нескольких процентов от общего состава комплекса микрофоссилий.

Материал для исследований был собран в течение нескольких лет (1957—1966 гг.) на севере Тюменской обл. (Западная Сибирь, севернее 64° с. ш.) в береговых открытых обнажениях рек: р. Обь и реки ее бассейна (Казым, Помыт, Ун-Шакр-Юган), р. Большая Хухе (бассейн р. Надым), р. Седе-Тарка на Тазовском п-ове. Литология новомихайловской и туртасской свит в среднем и верхнем олигоцене, к которой относятся геологические образцы для палеоальгологических исследований, характеризуется полевошпатово-кварцевыми песками с прослоями шоколадных глин, с лигнитом. Это преимущественно озерные и речные осадочные породы, что подтверждается наличием в препаратах значительного количества пыльцы водных и прибрежно-водных растений, таких как *Sparganium*, *Potamogeton*, *Nelumbo*, *Trapa*, *Typha*, *Myriophyllum*, *Utricularia*, *Nuphar*, *Nymphaea* и др. (Любомирова, 1967).

В данной статье описание и фотографии нового рода и вида ископаемой водоросли предоставлены К. А. Любомировой. Л. А. Рундина провела морфологическое сравнение его с ископаемыми и современными видами рода *Mougeotia*, основываясь на особенностях формы, размерах зигоспор и на строении мезоспория. Исходя из сходства с современными видами сделана попытка реконструировать картину конъюгации у ископаемого представителя.

Rundinella Lubm. gen. nov.

[*Rundinella* Lubm. in: Федорова, Рундина, Любомирова, Станичникова, 1989 : 95 (рис. 1, фиг. 81, excl. фиг. 79, 80), 101 (pro parte), nom. nudum].

Зигоспоры короткоцилиндрические или усеченно-конусовидные, с фронтальной стороны обычно с вогнутыми боковыми стенками, с латеральной стороны (сверху и снизу) с округлыми крышечками (створками), легко отделяющимися. Оболочка толстостенная, 3-слойная. Мезоспорий скульптурированный.

Ископаемый пресноводный род.

Впервые название нового рода ископаемых водорослей было упомянуто (без описания, со схематичным изображением зигоспоры) в статье В. А. Федоровой с соавт. (1989). Название предложено К. А. Любомировой в честь Людмилы Александровны Рундиной, оказавшей большую помощь сотрудникам ВНИГРИ в определении микроальгофоссилий.

Тип: *Rundinella insignis* Lubm.

Rundinella insignis Lubm. sp. nov.

(*Rundinella insignis* Lubm. in: Федорова, Рундина, Любомирова, Станичникова, 1989 : 95, рис. 1, фиг. 81, nom. nudum).

Зигоспоры преимущественно короткоцилиндрические, редко усеченно-конусовидные (в проекции трапециевидные), с фронтальной стороны обычно с вогнутыми (в разной степени) боковыми стенками (см. таблицу-вклейку, *1—6*), реже со слегка выпуклыми или прямыми стенками; с латеральной стороны (сверху и снизу) с округлыми крышечками (створками). Условная ширина (высота) зигоспоры (между крышечками) 32.5—49.0 мкм. Условная длина наибольшая (по краю цилиндра) – (59.0)67—85.3 мкм, наименьшая (между вогнутыми стенками) – 50.6—55.0 мкм. Верхний и нижний края зигоспоры с фронтальной стороны закругленные по линии отрыва крышечек (створок) или плавно изогнутые в виде растянутого знака ∞ (см. таблицу-вклейку, *1*). Крышечки (створки) округлые, в центре выпуклые, по краю вогнутые, легко отделяющиеся, 37.2—53.9 мкм в диам. (см. таблицу-вклейку, *7—10*). Оболочка толстая, 3-слойная, плотная, 2.7—3.0 мкм толщ. Экзоспорий бесцветный, гладкий, 0.9—1.2 мкм толщ. Мезоспорий толстый, желтый или светло-желтый, морщинисто-сетчатый, с резким и разнообразным изгибом извилин.

Голотип: Россия, Западная Сибирь, Тюменская обл., нижнее Приобье, р. Обь у пос. Малый Атлым, обн. 14, геол. обр. 2, сл. 3, глина, новомихайловская свита, средний олигоцен, 1958, К. А. Любомирова. Хранится в палинологической лаборатории ВНИГРИ, коллекц. образцы (постоянные препараты) 191, 192, пробы (обработки) 2068, 2069.

Паратипы: Р. Обь у пос. Малый Атлым, обн. 13, слои 1—3; обн. 14, слои 1—3; обн. 15, сл. 3, сборы К. А. Любомировой, 1958; глины серо-коричневые песчанистые, новомихайловская свита, средний олигоцен. Р. Казым, обн. 3, слой 4—4а, образцы 2—7, сборы В. Н. Кислякова, 1960; обн. 1, сл. 8, образцы 14, 15, сборы С. А. Чирвы, 1966; обн. 601, образцы 1, 2, сборы Ю. С. Воронкова, 1958. Р. Помыт, обн. 196, обр. 1, сборы Ю. С. Воронкова, 1958; глина песчанистая, туртасская свита, верхний олигоцен. Р. Ун-Шакр-Юган (бассейн р. Казым), обн. 6, образцы 1—3, сборы В. Н. Кислякова, 1960; обн. 4, сл. 2, образцы 3—6, сборы С. А. Чирвы, 1965; прослои шоколадных глин в песках, новомихайловская свита, средний олигоцен. Р. Большая Хухе (бассейн р. Надым), обн. 327, обр. 2; обн. 330, сл. 5, обр. 1; обн. 331, обр. 1, сборы Г. П. Евсеева, 1957; глина, верхняя часть новомихайловской свиты. Тазовский п-ов, р. Седе-Тарка, обн.

248, образцы 2, 4, сборы А. В. Андреева, 1961; глина песчанистая серо-коричневая, туртасская свита.

Материал. Свыше 100 зигоспор хорошей сохранности, со створками (крышечками) и без них. Со временем цвет зигоспор бледнеет.

Сравнение. В первую очередь естественно сравнить *Rundinella insignis* с другими ископаемыми зигнемовыми. Из литературы (van Geel, van der Hammen, 1978; van Geel at al., 1980—1981) известно о зигоспорах ископаемого вида *Mougeotia*, сходного с *M. laetevirens* (A. Br.) Wittr., но не идентичного ему. Речь идет о зигоспорах ископаемого вида, найденных в отложениях нижнего и верхнего плейстоцена (Восточные Кордильеры, высота 2.580 м над ур. м., Колумбия) и в отложениях верхнего позднего плейстоцена и голоцена (торфяники, Нидерланды). Наиболее нагляден для сравнения материал из озерных отложений Колумбии (van Geel, van der Hammen, 1978 : 383, Pl. I, fig. 1—9): зигоспоры этих представителей (*Mougeotia* cf. *M. laetevirens*) короткоцилиндрические (в проекции прямоугольные), с прямыми и вогнутыми боковыми сторонами, слабо выраженные, усеченноконусовидные (в проекции трапециевидные), наибольшая ширина (условная высота) которых (30) 36—38 (50) мкм, с крышечками 40—52.5 мкм в диам. Таким образом, зигоспоры *Rundinella insignis* по форме и размерам совпадают с вышеназванными, единственным отличием является скульптурированный мезоспорий.

По размерам зигоспор, их характерной короткоцилиндрической форме, наличию 2 крышечек, по краям которых проходят линии разрыва, вид *Rundinella insignis* сходен с современными представителями рода *Mougeotia* (секция *Mesocarpus*, группа *Laetevirens*).

Далее приведен список 12 современных представителей рода *Mougeotia*, входящих в секцию *Mesocarpus* и в группу *Laetevirens* (см. таблицу). Для них характерны только лестничная конъюгация, положение зигоспоры в конъюгационном канале и, самое главное, короткоцилиндрическая форма зигоспоры с 2 крышечками. Две (по краю крышечек) линии разрыва оболочки у зигоспоры резко отличают этих представителей от всех других зигнемовых. Для сравнения

Размеры зигоспор и строение мезоспория у современных представителей рода *Mougeotia*

Виды	Размеры зигоспор, мкм	Мезоспорий
M. laetevirens (A. Br.) Wittr.	(36)38—55(60)×(40)50—55(75)	Гладкий
M. varians (Wittr.) Czurda*	36—60×40—70(78)	»
M. pseudovarians Gauthier-Lîevre	30—35×42—54	»
M. mysorensis Iyengar**	46—55×42—43	»
M. angolensis W. et G. S. West***	(19)25—35×30—45	»
M. oblongata Trans.	28—48×(40)47—58	Гладкий, иногда мелкоточечный
M. acadiana Trans.*	51—70(73)×57—78	Гладкий
M. acadiana f. (sine nom.) Skuja	32—52×60—73	Тонкопроцарапанный (мелкобороздчатый)
M. opelousensis Taft	(28)30—34(45)×46—65	Точечный, мелкозернистый или ямчатый
M. pseudoopelousensis Gauthier-Lîevre	38—50×40—50	Ямчатый, на вогнутой стороне зигоспоры гладкий
M. hupehensis Jao et Hu	50—57×54—56	Наружный слой сетчатый, волнисто-бороздчатый; внутренний — неровно-пятнистый
M. guanahacabibensis Rieth	(34)45.5(54.5)×(39)52—70(78)	Извилисто-морщинистый, сетчатый

Примечание. * По Ch.-ch.Jao (1988 : 53), *Mougeotia varians* и *M. acadiana* являются синонимами *M. laetevirens*. ** По J.-Z. Kadłubowska (1984 : 87), *Mougeotia mysorensis* является синонимом *M. varians*. *** В отличие от других видов группы *Laetevirens* зигоспоры *Mougeotia angolensis* короткоцилиндрические, с 4 вогнутыми сторонами.

с ископаемым видом выделены два самых важных признака — размеры зигоспоры и строение (скульптура) мезоспория.

При сравнении *Rundinella insignis* с современными вышеперечисленными видами *Mougeotia* заслуживают внимания только виды со скульптурированным мезоспорием, в первую очередь *Mougeotia acadiana* f. (sine nom.) и *M. guanahacabibensis*, собранные в стоячих водах (первый — в Бирме, второй — на Кубе). Мезоспорий зигоспоры у формы *M. acadiana* характеризуется как тонко- и короткопроцарапанный в одном продольном направлении (мелко- и короткобороздчатый), часто принимаемый за гладкий при небольшом увеличении микроскопа. У *M. oblongata*, *M. opelousensis* и *M. pseudoopelousensis* скульптура мезоспория мелкозернистая, мелкоточечная или ямчатая, причем проявляющаяся не на всех поверхностях зигоспоры. У *M. hupehensis* мезоспорий 2-слойный, со сложной скульптурой: наружный слой сетчатый, волнисто-бороздчатый; внутренний слой неровно-пятнистый. Размеры зигоспор у этого вида в среднем превышают значения таковых у *Rundinella insignis*. Наконец, можно предположить, что *R. insignis* имеет наибольшее сходство с *Mougeotia guanahacabibensis* по форме, размерам зигоспор, и особенно по скульптуре мезоспория в виде разной длины извилин, сомкнутых и разорванных, и так сильно и замысловато изогнутых, что создается характерный рисунок лабиринта. Как отмечает автор этого современного вида (Rieth, 1971 : 187, Taf. 24, Fig. 3—5, Abb. 4), скульптура такого типа заметна лишь при внимательном и тщательном рассмотрении; она отчетливо проявляется только на боковых поверхностях цилиндрической зигоспоры; на крышечках зигоспоры мезоспорий точечный.

Ископаемый вид *Rundinella insignis* в отличие от современного вида *Mougeotia guanahabibensis* имеет мезоспорий с хорошо выраженной плотной сетчатостью именно на крышечках зигоспоры, причем в местах соприкосновения изгибов возникают уплотнения, кажущиеся (особенно при слабом увеличении) небольшими бугорками. На боковых поверхностях цилиндрической зигоспоры рисунок извилин выражен слабее и не по всей поверхности; в некоторых местах явственнее проявляется точечность, возможно, обманчивая.

Общее сходство зигоспор современных видов *Mougeotia* группы *Laetevirens* и ископаемого вида *Rundinella insignis* столь несомненно, что картину конъюгации у олигоценового вида можно представить с достаточно высокой степенью достоверности. Конъюгация протекала преимущественно в мелких водоемах, чаще в прибрежье, в теплые месяцы. Средняя температура самого холодного месяца была не ниже 0° С, самого теплого — примерно +20—22 °С, июльская изотерма +20 °С (Синицын, 1967). Конъюгация, как у всех видов группы *Laetevirens*, лестничная; формирование зигоспоры — в конъюгационном канале, причем зигоспора ориентирована так, что выпуклыми крышечками она повернута в конъюгационном канале к гаметангиям (отдающим клеткам); гаметангии сильно коленчато-изогнутые, длиннее вегетативных клеток почти вдвое, ширина их равна 1/2 или 2/3 условной длины зигоспоры. Можно представить также, что нитей с конъюгационными клетками мало. Как правило, сильно изогнутые конъюгационные клетки, составляющие отдельные пары, легко отрываются от соседних клеток-пар.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Любомирова К. А. Пыльца *Nelumbo* и некоторых *Nymphaeaceae* из олигоцена Западно-Сибирской низменности // Палеонтол. журн. 1967. № 3. С. 89—95. — *Синицын В. М.* Введение в палеоклиматологию. Л.: Наука, 1967. 232 с. — *Федорова В. А., Рундина Л. А., Любомирова К. А., Станичникова М. С.* Морфотипы зигоспор современных конъюгат и их возможные ископаемые аналоги // Фитостратиграфия и морфология спор древних растений нефтегазоносных провинций СССР. Л., 1989. С. 93—104. — *Kadłubowska J. Z.* *Chlorophyta* VIII. *Conjugatophyceae* I. *Zygnemales* // Süsswasserflora von Mitteleuropa. Jena: Gustav Fischer, 1984. Bd 16. 532 S. — *Jao Ch.-ch. Zygnemataceae* // Flora algarum sinicarum

aquae dulcis. Sci. Press, 1988. T. 1. 228 p. (на кит. яз.). — *Rieth A.* Süsswasser-Algenarten in Einzeldarstellung. IV. *Mougeotia guanahacabibensis*, eine neue Art der *Laetevirens*-Gruppe in der Sektion *Mesocarpus* (*Zygnemales*) // Arch. Protistenk. 1971. Bd 113. S. 185—194. — *Van Geel B., van der Hammen T. Zygnemataceae* in Quaternary Colombian sediments // Rev. Palaeobot. Palynol. 1978. Vol. 25. N 5. P. 377—392. — *Van Geel B., Bohncke S. J. P., Dee H.* A palaeoecological study of an upper Late Glacial and Holocene sequence from «De Borchert». The Netherlands // Rev. Palaeobot. Palynol. 1980—1981. Vol. 31. P. 367—448.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Всероссийский нефтяной научно-исследовательский геологоразведочный институт (ВНИГРИ)
Санкт-Петербург

Получено 15 VI 1992

УДК 582.29 (57)

Т. В. Макрый

НОВЫЙ ВИД *LOBARIA EPOVAE* (*LICHENES*) ИЗ ПРИБАЙКАЛЬЯ

T. V. MAKRYI. NEW SPECIES *LOBARIA EPOVAE* (*LICHENES*) FROM PRIBAJKALIE

Дано описание нового вида *Lobaria*, найденного на северном склоне хр. Хамар-Дабан. Проведено сравнение этого вида с близкородственными *L. kurokawae* Yoshim., *L. pseudopulmonaria* Gyeln. и на основе анализа набора химических веществ, содержащихся в лишайниках, сделано предположение о том, что это химические расы одного вида — *L. pseudopulmonaria* s. l. Дана карта ареала всех 3 видов. Обсужден вопрос о происхождении *L. epovae* и показано, что это реликтовый восточно-юго-восточноазиатский лишайник, который вследствие географической изоляции трансформировался в новый вид, или химическую расу, вероятно, неоэндемик.

В 1989 г. при проведении лихенофлористических исследований в юго-восточном Прибайкалье (на Хамар-Дабане) был собран интересный образец *Lobaria*, который не укладывался в диагнозы известных видов данного рода (Блюм, 1975). Лишайник этот содержит в своем слоевище синезеленую водоросль *Nostoc*. Для территории бывшего СССР приводятся всего 2 вида *Lobaria* секции *Lobaria* с синезелеными водорослями — *L. retigera* (Bory) Trevis. и *L. isidiosa* (Müll. Arg.) Vain.[1] Оба вида имеют на верхней поверхности слоевища хорошо развитые изидии, тогда как у собранного хамардабанского образца ни соредий, ни изидий нет.

Центром ареала лобарий данной группы с синезелеными водорослями является Юго-Восточная Азия, поэтому искать родственные корни — генетически близкие виды — естественно было бы именно среди лишайников этого региона. И такие близкородственные виды в Юго-Восточной Азии действительно есть: *L. pseudopulmonaria* Gyeln. (*L. subretigera* Inum.), описанный из Индонезии с о-ва Ява в 1933 г., и *L. kurokawae* Yoshim., описанный из Японии с о-ва Хонсю в 1971 г. Оба вида имеют восточно-юго-восточноазиатские ареалы. Причем вид *L. pseudopulmonaria*, по данным I. Yoshimura (1971), распространен значительно шире и южнее: Япония (Хонсю, Сикоку, Кюсю), Тайвань, Китай (Юньнань), Таиланд, Восточный Непал, Индия (Сикким, Гималаи), Малайзия, Филиппины (Миндоро, Минданао), Индонезия (Калимантан, Суматра, Ява, Сумбава), Новая Гвинея, Аляска; *L. kurokawae* имеет более узкий ареал: Япония (Хонсю, Сикоку, Кюсю), Тайвань, Китай (Юньнань, Гималаи, Тибет), Индия (Сикким), Непал, Аляска (последняя точка приводится по гербарному образцу, хранящемуся в лихенологическом гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН).

[1] Большинство видов *Lobaria*, известных для территории бывшего СССР, содержит в слоевище зеленые водоросли.

По внешнему виду хамардабанская лобария близка и к *L. pseudopulmonaria*, и к *L. kurokawae*, однако она отличается от них химическими реакциями вследствие содержания различных лишайниковых веществ: от первого вида отличается отсутствием реакции сердцевины с P+ (у *L. pseudopulmonaria* сердцевина с K+ желтеет, оранжевеет, краснеет, с P+ оранжевеет), а от второго — наличием реакции сердцевины с K+ (желтеет) (у *L. kurokawae* реакция сердцевины с K—, P—, KC—). Кроме того, *L. pseudopulmonaria* может иметь лобули, а у единственного пока образца хамардабанской лобарии лобулей нет.

Для определения лишайниковых веществ, содержащихся в слоевище хамардабанского образца, был применен метод тонкослойной хроматографии (Culberson, Kristinson, 1970). В качестве маркеров (свидетелей) были использованы стиктовая кислота и вытяжки из образцов *L. kurokawae* и *L. pseudopulmonaria* с идентифицированными веществами.[2] В результате установлено, что новый вид содержит стиктовую кислоту и следы норстиктовой кислоты, а также тритерпеноиды.

Приводим описание нового вида.

Lobaria epovae[3] T. Makryi sp. nov

Thallus mediocris (5)10—15 cm latus, irregulariter rosuliformis, tenuis (140—165 μm crassus), fragilis. Lobi marginibus sibi invicem incumbentes, leviter irregulariter dichotomi, axillis brevibus orbicularibus, lobulis marginalibus et terminalibus valde incisis ascendentibus abbreviatis (3—6 mm longis, 5—7 mm latis) quasi fimbriatis.

Facies superior manifeste reticulato-costata, minute foveolata (foveolis 2—5 mm in diam.), atro-brunnea, centro opacior, ad pallide brunneam, opaca, margine obscura, nitida, inferior vero centro atro-griseo-brunnea, margine helvola vix roseola, in sulcis inter partes convexas glabras tomentulo violaceo-nigro ad fusco-nigrum bene evoluto tecta, rhizinis sparsis.

Cortex superior (25) 30—35 (40) μm crassus, paraplectenchymaticus, e cellulis 5—6 stratosis, interstitiis donatis, (3) 5—8 μm in diam., superne pallide brunneus; stratum algarum *Nostoc* (typus — Polycoccus) (33) 38—45 μm crassum; stratum medullare (45)55—60 μ crassum, e hyphis perplexis formatum; cortex inferior (20)22—28 μm crassus, structura indistincta. Apothecia haud evoluta.

Reactiones: cortex K—, P—, KC—; medulla K+ flavescens, P—.

Triterpenoida, acidum sticticum et norsticticum (residua) continet.

T y p u s: Rossia, Sibiria Baikalensis, Buriatia, regio baikalensis austro-orientalis, jugum Chamar-Daban, declive generali boreale, in fluxu superiore scaturiginis Nemski (affluxionis fl. Pereemnaja), zona subalpina, 900—1000 m. s. m., ad ripam lacus Nigri (Czernoë), in lapidibus magnis apertis ad superficiem lapidis musco tectam a latere orientali, 19 VIII 1989, T. V. Makry. In Horto Botanico Sibirico Centrali Sectionis Sibiricae Acad. sci. Ros. (Novosibirsk), isotypus in Instituto Botanico Acad. sci. Ros. (St. Petersburg) conservatur.

A f f i n i t a s. Species *L. kurokawae* Yoshim. et *L. pseudopulmonariae* Gyeln. affinis, a guibus lobulis terminalibus magis dissectis, contentu chemico et reactionibus differt.

Слоевище средней величины, (5)10—15 см шир., неправильно розетковидное, тонкое (140—165 мкм толщ.), хрупкое. Лопасти слегка налегающие друг на

---

[2] Анализ проводился в лаборатории лихенологии БИН РАН. Выражаю искреннюю благодарность и признательность сотрудникам группы биохимии лишайников, а также З. Г. Крусановой за помощь, оказанную в освоении методики тонкослойной хроматографии.

[3] Вид назван в честь исследователя флоры и растительности Хамар-Дабана Н. А. Еповой, отдавшей много сил познанию третичных реликтов.

друга краями, слабо неправильно дихотомически разветвленные, с короткими округлыми пазухами и укороченными приподнимающимися сильно надрезанными краевыми и конечными лопастинками (3—6 мм дл., 5—7 мм шир.), отчего выглядят бахромчатыми.

Верхняя поверхность отчетливо сетчато-ребристая мелкоямчатая (ямки 2—5 мм в диам.), темно-коричневая, в центре более тусклая, до светло-коричневой, матовая, по краям темная, блестящая. Нижняя поверхность в центре темно-серо-коричневая, по краям палевая с розоватым оттенком, в желобках между голыми выпуклостями с хорошо развитым фиолетово-черным до буро-черного опушением, образующим войлочек, и с редкими ризинами.

Верхний корковый слой (25) 30—35 (40) мкм толщ., параплектенхимный, состоит из 5—6 слоев клеток с просветами (3) 5—8 мкм в диам., в верхней части светло-коричневый; водорослевый слой (33) 38—45 мкм толщ., водоросли *Nostoc* (Polycoccus-тип); сердцевинный слой (45) 55—60 мкм толщ. из переплетенных гиф; нижний корковый слой (20) 22—28 мкм толщ., неясной структуры.

Апотеции не развиты.

Реакции: кора К—, Р—, КС—; сердцевина К+ желтеет, Р—.

Химические вещества: тритерпеноиды, стиктовая кислота и следы норстиктовой кислоты.

Тип: Россия, Байкальская Сибирь, Бурятия, юго-восточное Прибайкалье, хр. Хамар-Дабан, северный макросклон, верховье ключа Немского (притока р. Переёмной), субальпийский пояс, 900—1000 м над ур. м., берег оз. Черного, открытые крупноглыбовые каменные россыпи, на замшелой поверхности камня с восточной стороны, 19 VIII 1989, Т. В. Макрый. Хранится в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (Новосибирск), изотип — в Ботаническом институте РАН (С.-Петербург).

Родство. Новый вид *L. epovae* близок к *L. kurokawae* Yoshim. и *L. pseudopulmonaria* Gyeln., отличается от них большей рассеченностью конечных лопастинок, иным содержанием химических веществ и реакциями.

По изменению набора химических веществ во всех вышеназванных видах (*L. kurokawae*, *L. epovae* и *L. pseudopulmonaria* с 2 расами) можно выстроить вполне логическую цепочку (табл. 1), которая позволит рассматривать эти виды как единую серию химических рас, или подвидов одного большого вида *L. pseudopulmonaria* sensu lato.

ТАБЛИЦА 1

Содержание лишайниковых веществ в лишайниках ряда (серии) *Lobaria pseudopulmonaria*

Виды	Тритерпеноиды	Стиктовая кислота	Норстиктовая кислота	Констиктовая кислота	Реакции сердцевины
L. kurokawae	+	—	—	—	К—, Р—, КС—
L. epovae	+	+	Следы	—	К+, Р—
L. pseudopulmonaria:					
раса I	+	+	+	+	К+, Р+
раса II	+	—	+	—	

Из табл. 1 следует, что *L. kurokawae* содержит только тритерпеноиды, *L. epovae* — дополнительно к тритерпеноидам стиктовую кислоту и следы норстиктовой, а раса I вида *L. pseudopulmonaria* — дополнительно норстиктовую и констиктовую кислоты (это полный набор всех возможных веществ), тогда как раса II в противоположность виду *L. epovae* содержит норстиктовую кислоту при отсутствии стиктовой и констиктовой кислот.

К сожалению, для сравнения морфологических признаков в нашем распоряжении было всего 5 образцов *L. kurokawae* из Китая (Юньнань, Гималаи), с

ТАБЛИЦА 2

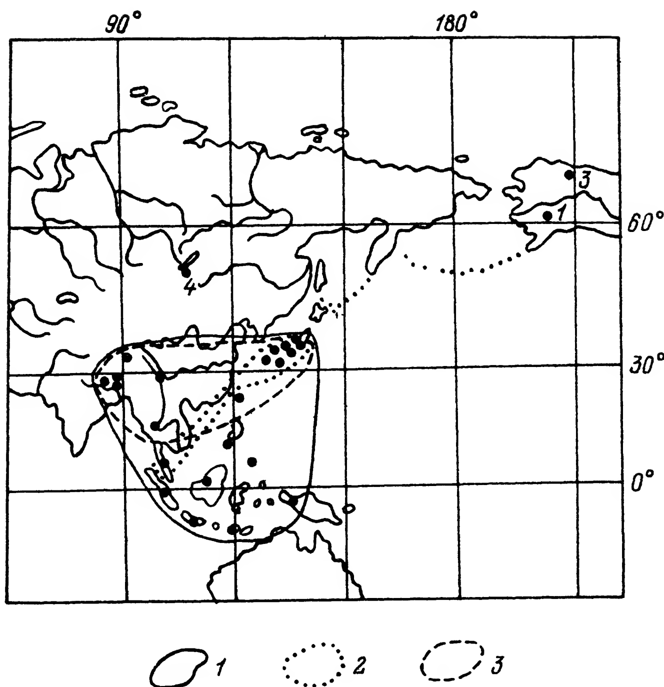
Отличительные морфологические и анатомические признаки в серии видов *Lobaria pseudopulmonaria* (на основании диагнозов)

Признаки	*L. kurokawae*	*L. epovae*	*L. pseudopulmonaria*
Размер слоевища	До 20 см шир.	Средней величины, (5)10—15 см шир.	Средней величины, до 10—15 см шир.
Лопасти	Сильно неправильно повторно вильчатые	Неправильно дихотомически разветвленные	Нерегулярно не сильно дихотомически разветвленные
Концы лопастей	Часто почти обрубленные, усеченные	Укороченные, приподнимающиеся, сильно надрезанные (рассеченные)	Более или менее обрубленные, усеченные
Пазухи	Округлые или тупые	Короткие округлые	—
Лобули	Нет	Нет	Есть или нет
Верхняя поверхность	Сетчато-ребристо-ямчатая	Сетчато-ребристая мелкоямчатая	Сетчато-ребристая
Окраска	Бледно-серовато-зеленоватая до оливково-сизоватой	Темно-коричневая	Коричневая до желто-коричневой
Нижняя поверхность	Бледная, в желобках покрыта черным войлочком	Темно-серо-коричневая, на концах палевая, в желобках с фиолетово-черным и черно-коричневым войлочком	Красновато-коричневая до бледно-коричневой, в желобках с черно-коричневым войлочком
Толщина слоевища	—	140—165 мкм	—
Верхний коровый слой	40 мкм толщ., клетки 13—15 мкм в диам.	(25)30—35(40) мкм толщ., из 5—6 слоев клеток, просветы клеток (3)5—8 мкм в диам.	До 25 мкм толщ., из 4—5 слоев клеток, просветы клеток до 6 мкм в диам.
Водорослевый слой	40 мкм толщ.	(33)38—45 мкм толщ.	25—40 мкм толщ.
Сердцевинный слой	120—130 мкм толщ.	45—60 мкм толщ.	75 мкм толщ., на ребрах 200—400 мкм толщ.
Нижний коровый слой	Около 25 мкм толщ.	20—28 мкм толщ., неясной структуры	12—17 мкм толщ., из 2—3 слоев клеток, просветы клеток до 5 мкм в диам.

Тайваня (2 образца), Аляски и 2 образца *L. pseudopulmonaria* из Японии (Хонсю, Сикоку) (указанные образцы хранятся в лихенологическом гербарии БИН РАН).

Располагая этими, безусловно, недостаточными материалами, невозможно было изучить вариационную изменчивость всех 3 видов и сделать окончательный вывод об их видовой самостоятельности. Так, если морфологические и анатомические признаки, такие как форма и характер рассеченности лопастей, толщина слоевища и отдельных его слоев, четко коррелируют с химическими признаками, то имеются все основания принимать виды как самостоятельные. Если же наблюдаются все переходы от одной формы к другой и внутри каждой химической формы налицо полный разброс по морфологическим и анатомическим признакам, то, по-видимому, действительно правильнее выделить их в качестве химических рас, относящихся к одному общему виду *L. pseudopulmonaria* s. l., пусть даже рас, географически изолированных, как в случае с *L. epovae.*

Пока что, исходя из имеющегося материала, можно сказать, что варьирование по морфологическим и анатомическим признакам у вышеназванных видов налицо; отдельные образцы одного вида достаточно хорошо различаются между собой по габитусу и сравнимы с образцами другого вида. Образец *L. epovae* ближе всего по габитусу к образцам *L. kurokawae* с Аляски и из Гималаев, а также к образцу *L. pseudopulmonaria* с о-ва Хонсю. Нельзя исключать и то, что в близких



Распространение лишайников ряда (серии) *Lobaria pseudopulmonaria*: *L. pseudopulmonaria* (*1* — раса I, *2* — раса II), *L. kurokawae* (*3*), *L. epovae* (*4*).

экологических условиях разные виды могут давать схожие экоморфы, т. е. могут наблюдаться процессы конвергенции.

Для выяснения этого вопроса необходимо изучить большой гербарный материал из различных точек всего обширного ареала видов ряда *L. pseudopulmonaria*. Пока же, исходя из диагнозов, данных в монографии Yoshimura (1971), приводим основные отличительные признаки видов (табл. 2).

Как видно из табл. 2, на основании имеющихся диагнозов трудно выделить сколько-нибудь четкие существенные отличительные признаки. Поэтому, возможно, в дальнейшем все эти виды действительно стоит объединить и рассматривать как один большой вид, тем более что ареалы принимаемых в настоящее время видов *L. kurokawae* и *L. pseudopulmonaria* s. str. совпадают в большей своей части, а ареал расы II последнего (Япония, Малайзия) лежит в пределах ареала расы I. Исключение составляет новый, описанный выше вид *L. epovae*, ареал которого пока представлен лишь одной точкой, лежащей резко к северу, за пределами известного ареала видов этого ряда (см. рисунок).

Что касается экологии видов серии *L. pseudopulmonaria*, то все они являются горными и встречаются на высоте от 700—900 (в Японии, на Аляске) до 2500—3100 м над ур. м. (в Гималаях, на Тайване и в других точках тропических и субтропических областей); произрастают на замшелых основаниях деревьев, их ветвях, а также очень часто — на замшелых скалах, камнях и даже почве (на Аляске в моховой тундре). Не является исключением и новый вид, который собра̀н в горах на высоте 900 м над ур. м. на замшелой каменной плите.

По-видимому, характер распространения вида *L. epovae* в ближайшее время будет уточнен; возможно, будут выявлены новые местонахождения. Но уже сейчас на основании всех объективных признаков можно говорить о том, что ареал вида реликтовый и имеет огромные широтную и долготную дизъюнкции. Вид сохранился в самой влажной в пределах Байкальской Сибири точке — на

северном макросклоне хр. Хамар-Дабан и приурочен к самому мягкому по климатическим параметрам горному поясу — субальпийскому. Здесь, с одной стороны, за счет мощных осадков (до 2000 мм в год) обеспечивается ровный режим температуры и влажности воздуха, с другой — имеются особые местообитания — открытые, экспонированные развалы камней и скалы, в которых обеспечивается оптимальный солярный режим с высокими показателями солнечной радиации. Последнее необходимо южным (тропическим и субтропическим) реликтовым видам, произрастающим в столь северных для них широтах, для компенсации дефицита тепла, на что неоднократно указывалось (Макрый, 1986а, б, 1987, 1990). В результате создаются условия, способствующие сохранению и существованию редких реликтовых видов. Интересно, что вид *L. epovae* собран в одном экотопе с еще одним весьма редким реликтовым представителем лихенофлоры Прибайкалья — *Coccocarpia erythroxili* (Spreng.) Swinsc. et Krog — и другими реликтами.

Таким образом, вид *L. epovae* по своим признакам располагается между 2 видами, центром ареала которых является Юго-Восточная и Восточная Азия (Япония, Гималаи, Океания). Все вместе они составляют единую по происхождению родственную группу — серию видов, или химических рас.

Вероятно, первичный вид имел когда-то довольно широкий ареал, который в результате изменяющихся климатических условий постепенно сокращался, и вид остался на Хамар-Дабане в реликтовом состоянии. Затем вследствие географической изоляции он трансформировался в новый вид, или химическую расу. По-видимому, это — неоэндемик.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Блюм О. Б. Род *Lobaria* // Определитель лишайников СССР. Л.: Наука, 1975. Вып. 3. С. 197—219. — *Макрый Т. В.* Материалы к флоре лишайников Горного Алтая // Новое о флоре Сибири. Новосибирск: Наука, 1986а. С. 52—76. — *Макрый Т. В.* Лишайники Байкальского хребта: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1986б. 16 с. — *Макрый Т. В.* Лишайники степных и скально-степных экотопов Байкальского хребта // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 5. С. 619—623. — *Макрый Т. В.* Лишайники Байкальского хребта. Новосибирск: Наука, 1990. 199 с. — *Culberson Ch. F.*, *Kristinsson H.-D.* A standartized method for the identification of lichen products // J. Chromatography. 1970. N 46. P. 85—93. — *Yoshimura I.* The genus *Lobaria* of Eastern Asia // J. Hattori Bot. Lab. 1971. N 34. P. 231—364.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 3 III 1992

УДК 582.936 (479)

Н. Н. Цвелев

ОБЗОР ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *GENTIANACEAE* ФЛОРЫ КАВКАЗА

N. N. TSVELEV. SYNOPSIS OF THE SPECIES OF THE FAMILY *GENTIANACEAE* IN THE FLORA OF THE CAUCASUS

Для Кавказа приводится 46 видов из 8 родов горечавковых (*Gentianaceae*). В качестве нового для науки описан 1 вид *Gentianella*, предложены новые комбинации для 2 видов *Centaurium*. Кавказские виды наиболее крупного рода — *Gentiana* разделены на 3 подрода и 9 секций.

В связи с работой по коллективной сводке «Конспект флоры Кавказа» нами были критически пересмотрены обильные гербарные материалы с Кавказа по сем. *Gentianaceae*, хранящиеся в Гербарии Ботанического института Российской АН. В результате было установлено, что на Кавказе представлено 46 видов из 8 родов горечавковых, очень краткий обзор которых приведен далее. Мы сохраняем

традиционное расположение родов в семействе, хотя с эволюционной точки зрения было бы, пожалуй, правильнее начать обзор с наиболее примитивного рода *Swertia* с глубоко рассеченными чашечкой и венчиком, с примитивной жизненной формой, а закончить родом *Centaurium* с высоко сросшимися в трубку долями венчика и преимущественно однолетней или двулетней жизненной формой.

Дискуссионным является вопрос о количестве родов, выделяемых из рода *Gentiana* L. s. l. Мы считаем возможным ограничиться выделением 3 родов — *Gentianella* и *Comastoma*, которые В. В. Зуев (1991) не без оснований относит даже к другим подтрибам (*Gentianella* — к *Swertiinae*, а *Comastoma* — к *Anagallidinae*), и *Gentianopsis*, в последнее время часто объединяемого с *Gentianella*, но, согласно Зуеву, более близкого к настоящим горечавкам (*Gentiana* s. str.). Дальнейшее деление *Gentiana* на самостоятельные роды вполне допустимо и достаточно обосновано, однако все эти роды все же более близки друг к другу, чем к другим родам семейства, что позволяет ради стабильности номенклатуры оставить их в качестве подродов в пределах одного рода. Отметим, что за подроды мы принимаем наиболее обособленные секции, заслуживающие выделения в самостоятельные роды (Цвелев, 1976 : 8), так что названия одних и тех же таксонов в ранге родов и в ранге подродов являются как бы альтернативными. К сожалению, все еще нет каких-либо объективных критериев для выделения родов, а предлагаемый в последнее время геномный критерий пока может иметь лишь очень ограниченное применение и тоже не вполне объективен (Цвелев, 1991).

На Кавказе, по нашим данным, представлены виды 3 подродов *Gentiana* s. l., принимаемых Зуевым (1981, 1991) и некоторыми зарубежными авторами за самостоятельные роды. Типовой подрод — *Gentiana* с типом *G. lutea* L. на Кавказе не представлен. Это наиболее обособленный в морфологическом отношении и наиболее примитивный (полурозеточный многолетник, глубоко рассеченная чашечка, глубоко рассеченный желтый венчик без промежуточных зубцов и бахромчатых чешуек в зеве, многоцветковое соцветие) подрод, однако *G. lutea* нередко гибридизирует с другим среднеевропейским видом рода — *G. punctata* L., вполне сходным по строению цветков с видами других подродов. Поскольку имеется тенденция к еще более дробному пониманию родов в пределах *Gentiana* s. l. (за самостоятельные роды принимаются даже некоторые секции), мы приводим в обзоре при внутриродовых подразделениях не только цитаты первоисточников для их названий, но и приоритетные для них названия в ранге родов, если они имеются. Установить приоритетные названия внутриродовых подразделений очень помогла нам статья J. Pringle (1978). При видах синонимика приведена лишь в самых необходимых случаях, однако при них указаны названия, приоритетные при выделении их в другие роды меньшего объема. Распространение видов на Кавказе дается по основным районам, принятым для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, 1991): ЗП — Зап. Предкавказье, ВП — Вост. Предкавказье, ЗК — Зап. Кавказ, ЦК — Центральный Кавказ, ВК — Вост. Кавказ, СЗЗ — Сев.-Зап. Закавказье, ЗЗ — Зап. Закавказье, ЦЗ — Центральное Закавказье, ВЗ — Вост. Закавказье, ЮЗЗ — Юго-Зап. Закавказье, ЮЗ — Южн. Закавказье, Т — Талыш.

Род 1. *Centaurium* Hill

Секция 1. *Centaurium*.

1. *C. uliginosum* (Waldst. et Kit.) G. Beck ex Ronn. — ЗК; ЦК.

2. *C. erythraea* Rafn. — ЗП; ЗК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ.

3. **C. anatolicum (C. Koch) Tzvel. comb. nov.** — *Erythraea anatolica* C. Koch, 1847, Linnaea, 19 : 27; id. 1850, Linnaea, 23 : 585. — *E. turcica* Velen. 1891, Fl. Bulg.: 384. — *Centaurium turcicum* (Velen.) Bornm. 1910, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 60 : 150. — *C. erythraea* Rafn subsp. *turcicum* (Velen.) Meld. 1972, Bot. Journ.

Linn. Soc. (London), 65, 2 : 232. — ВП (юг); ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

C. anatolicum обычно принимался за синоним или *C. erythraea*, или *C. pulchellum*, однако, согласно оригинальному диагнозу, он отличается от наиболее близкого вида *C. erythraea* присутствием очень короткого опушения в соцветии, что не оставляет сомнения в его тождественности описанному позднее виду *C. turcicum*. *C. anatolicum* описан из окр. г. Бурсы в Турции. На Кавказе нередки промежуточные экземпляры между *C. erythraea* и *C. anatolicum* с очень слабо развитым опушением из сосочков в соцветии, в то время как типичные особи *C. erythraea*, совершенно лишенные сосочков, встречаются довольно редко и преимущественно в Предкавказье. По-видимому, *C. erythraea* вместе с рядом других европейских видов проник на Кавказ лишь в плейстоцене и затем гибридизировал с балкано-переднеазиатским видом *C. anatolicum*, образовав большое количество гибридов.

4. *C. tenuiflorum* (Hoffmgg. et Link) Fritsch. — ВК (указан для окр. Махачкалы); ЗЗ (преимущественно близ побережья).

5. C. caspicum (Fisch. ex Griseb.) Tzvel. comb. nov. — *Erythraea caspica* Fisch. ex Griseb. 1839, Gent.: 145. — ? *Centaurium laxiflorum* Lindb. f. 1932, Acta Soc. Fenn., n. s. B, 1, 2 : 118. — *C. pulchellum* (Sw.) Druce var. *caspicum* (Fisch. ex Griseb.) Stewart, 1974, Kew Bull. 29, 2 : 444. — *C. candelabrum* auct. non Lindb. f.: Гроссг. 1949, Опр. раст. Кавк.: 274, p. p. — ВЗ (по Куре и близ побережья Каспийского моря); ЮЗ (по Араксу); Т.

Этот описанный из окр. г. Сальяны вид ранее объединялся с *C. pulchellum*, но достаточно четко отличается от него обычно более крупными размерами всего растения, ветвящимся в верхней четверти или трети стеблем, более крупными светло-розовыми цветками, и особенно очень рыхлым соцветием, веточки которого часто однобоки и напоминают соцветия *C. spicatum*. А. А. Гроссгейм (1949) относил его экземпляры к описанному из Северной Африки виду *C. candelabrum* Lindb. f., но, на наш взгляд, к нему очень близок, а, возможно, и тождествен ему другой, описанный этим же автором вид *C. laxiflorum* Lindb. f. *C. caspicum*, несомненно, встречающийся в Северном Иране.

6. *C. meyeri* (Bunge) Druce. — ЗП; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Нередко принимается за белоцветковую разновидность следующего вида, однако в значительной части Европы белоцветковые экземпляры-альбиносы *C. pulchellum* крайне редки. Кроме того, стебли *C. meyeri* обычно ветвятся в верхней четверти или трети, а стебли *C. pulchellum* сильно разветвлены с середины и ниже. В этом отношении *C. meyeri* ближе к *C. caspicum*, но имеет значительно более широкий ареал.

7. *C. pulchellum* (Sw.) Druce. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ВЗ; ЮЗ; Т.

Секция 2. *Spicaria* (Griseb.) Ronn.

8. *C. spicatum* (L.) Fritsch. — ЗП (юго-зап.); ВП; ВК; СЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

Род 2. *Blackstonia* Huds.

1. *B. perfoliata* (L.) Huds. — ЗЗ (близ морского побережья).

Род 3. *Gentiana* L.

Подрод 1. *Pneumonanthe* Rafin. 1828, Medic. Fl.: 208. — *Dasystephana* Adans. 1763, Fam. Pl. 2: 503, s. l. (typus: *G. asclepiadea* L.).

Секция 1. *Cruciatae* Gaud. 1828, Fl. Helv. 2 : 269. — *Tretorhiza* Adans. 1763, Fam. Pl. 2: 503 (lectotypus: *G. cruciata* L.).

1. *G. cruciata* L. — *Tretorhiza cruciata* (L.) Delarb. 1800, Fl. Auv. ed. 2, 1 : 24. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

2. *G. olivieri* Griseb. — *Tretorhiza olivieri* (Griseb.) Soják, 1980, Čas. Nar. Muz. (Pragae), 148, 3-4 : 201. — *Dasystephana olivieri* (Griseb.) Zuev, 1992, Бюл. МОИП, отд. биол. 97, 2 : 134. — ЮЗЗ (Агинский р-н Армении); ЮЗ (Ведински р-н Армении).

Секция 2. *Gelidae* Gagnidze, 1986, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 41 : 51.

3. *G. gelida* Bieb. — *Dasystèphana gelida* (Bieb.) Soják, 1980, Čas. Nar. Muz. (Pragae), 148, 3-4 : 200. — ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

Секция 3. *Septemfidae* (Kusn.) Kolak. 1978, Сообщ. АН ГрузССР, 92, 1 : 162.

4. *G. owerinii* (Kusn.) Grossh. — *Dasystephana owerinii* (Kusn.) Soják, 1980, Čas. Nar. Muz. (Pragae), 148, 3-4 : 200. — ВК (Андийский хр.). Эндемик.

5. *G. cordifolia* C. Koch. — ЗЗ.(Аджария); ЮЗЗ; ЮЗ (Мегринский р-н).

6. *G. septemfida* Pall. — *Dasystephana septemfida* (Pall.) Soják, 1980, Čas. Nar. Muz. (Pragae), 148, 3-4 : 200. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

7. *G. kolakovskyi* Doluch. — *Dasystephana kolakovskyi* (Doluch.) Soják, 1980, Čas. Nar. Muz. (Pragae), 148, 3-4 : 200. — ЗЗ (Абхазия). Эндемик.

8. *G. bzybica* (Doluch.) Kolak. 1982, Фл. Абх., изд. 2, 2 : 216. — ЗЗ (бассейн р. Бзыбь). Эндемик.

9. *G. grossheimii* Doluch. — *Dasystephana grossheimii* (Doluch.) Soják, 1980, Čas. Nar. Muz. (Pragae), 148, 3-4 : 200. — ВК (бассейн р. Сулак). Эндемик.

10. *G. lagodechiana* (Kusn.) Grossh. — *Dasystephana lagodechiana* (Kusn.) Soják, 1980, Čas. Nar. Muz. (Pragae), 148, 3-4 : 200. — ВК (бассейн р. Самур); ВЗ (сев.). Эндемик.

11. *G. vittae* Kolak. — ЗЗ (Абхазия). Эндемик.
Вероятно, происходит от гибридизации *G. septemfida* × *G. paradoxa.*

12. *G. rhodocalyx* Kolak. — ЗЗ (Абхазия). Эндемик.

13. *G. paradoxa* Albov. — *Dasystephana paradoxa* (Albov) Soják, 1980, Čas. Nar. Muz. (Pragae), 148, 3-4 : 200. — ЗК (по р. Мал. Лаба); ЗЗ (хр. Аибга и горы Абхазии). Эндемик.

Секция 4. **Asclepiadeae (Grossh. ex Gagnidze) Tzvel. comb. nov.** — *Gentiana* ser. *Asclepiadeae* Grossh. ex Gagnidze, 1986, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 41 : 50. — *Dasystephana* Adans, 1763, Fam. Pl. 2: 503, s. str.

14. *G. schistocalyx* (C. Koch.) C. Koch. — *Dasystephana schistocalyx* (C. Koch) Soják, 1980, Čas. Nar. Muz. (Pragae), 148, 3-4 : 200. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ (сев.); ЮЗЗ; Т.

Секция 5. *Pneumonanthe* Gaud. 1828, Fl. Helv. 2 : 269. — *Pneumonanthe* Gled. 1764, Syst. Pl.: 238 (typus: *G. pneumonanthe* L.).

15. *G. pneumonanthe* L. — *Pneumonanthe vulgaris* F. W. Schmidt, 1796, Roem. Arch. 1, 1 : 10. — *Dasystephana pneumonanthe* (L.) Soják, 1980, Čas. Nar. Muz. (Pragae), 148, 3-4 : 200. — ЗЗ (близ морского побережья).

Подрод 2. **Diploma (Rafin.) Tzvel. comb. nov.** — *Diploma* Rafin. 1837, Fl. Tellur. 3 : 19, s. l. (lectotypus: *G. pyrenaica* L.).

Секция 6. *Pyrenaicae* (Grossh.) Tzvel. — *Diploma* Rafin. 1837, Fl. Tellur. 3 : 19, s. str.

16. *G. pyrenaica* L. 1767, Mant. Pl. 1 : 55; Гагнидзе, 1986, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 41 : 51. — *Diploma pyrenaica* (L.) Rafin. 1837, Fl. Tellur. 3 : 19. — *Gentiana dshimilensis* C. Koch, 1850, Linnaea, 23 : 583. — *Ciminalis pyrenaica* (L.) Zuev, 1992, Бюл. МОИП, отд. биол. 97, 2 : 134. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ (горы); ЮЗЗ; ЮЗ (близ оз. Севан).

Секция 7. *Chondrophyllae* Bunge, 1829, Nouv. Mem. Soc. Nat. Moscou, 1, 7 : 207, 231, s. str. (lectotypus: *G. aquatica* L.).

17. *G. aquatica* L. — *G. humilis* Stev. — *Ciminalis aquatica* (L.) Zuev, 1985, Бот. журн. 70, 7 : 921. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ (Аджария); ЦЗ (сев.); ВЗ (горы); ЮЗЗ, ЮЗ (Южн. Карабах).

На наш взгляд, этот вид, как и другие виды секции, не может быть отнесен к роду *Ciminalis* Adans. (Зуев, 1985 : 921), для которого характерны разветвленные лопасти рыльца. Лектотип этого рода — *Gentiana acaulis* L. или *Ciminalis acaulis* (L.) Borkh. с относительно немногими родственными видами принадлежит к еще одному, не представленному на Кавказе подроду — **Gentiana subgen. Ciminalis (Adans.) Tzvel. comb. nov.** (= *Ciminalis* Adans. 1763, Fam. Pl. 2 : 504, s. str.). В ранге секции для этой группы видов приоритетно название *Gentiana* sect. *Ciminalis* (Adans.) Dumort. (1827, Flor. Belg.: 51), а не принимавшееся нами раньше название (Цвелев, 1978 : 70) секции *Grandiflora* Lebert.

18. *G. prostrata* Haenke. — *Ciminalis prostrata* (Haenke) A. et D. Löve, 1976, Bot. Notis. (Lund), 128, 4 : 517. — ВК (юг); ВЗ (сев.)

Подрод 3. **Calathiana (Delarb.) Tzvel. comb. nov.** — *Calathiana* Delarb. 1800, Fl. Auv. ed. 2, 1 : 28 (typus: *G. nivalis* L.).

Секция 8. *Vernae* Tzvel. 1978. Фл. европ. ч. СССР, 3 : 72. — *Ricoila* Rafin. 1837, Fl. Tellur. 3 : 23 (lectotypus: *G. verna* L.).

19. *G. oschtenica* (Kusn.) Woron. — *Calathiana oschtenica* (Kusn.) Holub, 1977, Folia Geobot. Phytotax. 12, 4 : 429. — ЗК; ЦК (зап.); ЗЗ (сев.). Эндемик.

20. *G. angulosa* Bieb. — *Calathiana angulosa* (Bieb.) Holub, 1977, Folia Geobot. Phytotax. 12, 4 : 169. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ (горы); ЦЗ (сев.); ВЗ (сев.). Эндемик.

21. *G. pontica* Soltok. — *Calathiana pontica* (Soltok.) Holub, 1977, Folia Geobot. Phytotax. 12, 4 : 169. — ВК (верховья р. Сулак); ЗЗ (Аджария); ЦЗ (юг); ВЗ (горы); ЮЗЗ; ЮЗ.

Секция 9. *Calathianae* Froel. 1796, Gent. Libell. : 57. — *Calathiana* Delarb. 1800, Fl. Auv. ed. 2, 1 : 28, s. str.

22. *G. nivalis* L. — *Calathiana nivalis* (L.) Delarb. 1800, Fl. Auv. ed. 2, 1 : 28. — ЗК; ЦК.

Род 4. *Gentianopsis* Ma

1. *G. blepharophora* (Bordz.) Galushko, 1976, Нов. сист. высш. раст. 13 : 254. — *G. ciliata* (L.) Ma subsp. *blepharophora* (Bordz.) Holub, 1977, Folia Geobot. Phytotax. 12, 4 : 429. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ (горы); ЮЗЗ; Т.

2. *G. barbata* (Froel.) Ma. — ЦК.

Род 5. *Gentianella* Moench

Секция 1. *Gentianella*.

1. *G. amarella* (L.) Boern. — ЗК; ЦК; ЦЗ (сев.).

2. *G. lingulata* (Agardh) Pritch. — ВК (юго-вост.); ЮЗ (Мегринский р-н Армении).

3. **G. poretzkyi Tzvel. sp. nov.** — *Gentiana biebersteinii* Bunge f. *papillosa* Grossh. 1952, Фл. СССР, 18 : 602, descr. ross. — Planta biennis, 6—20 cm alta, a basi valde ramosa. Folia ab ovatis ad late lanceolata. Calyces 8—11 mm lg., lobis lanceolatis, paulo inaequalibus, tubo 2—3-plo longioribus, marginibus et secus carinas papillosis. Corollae laete flavescentes vel coerulescentes, 4—5-fidae, 1.3—1.8 cm lg., florum inferiorum multo minores.

Typus: «Daghestania, regio Avarskiensis, prope „Shepsharskaja Karaulka" (Archaz-Arachan), betuletum in declivitate boreali, 1500—1600 m, 26 VIII 1927, N 241, A. Poretzky» (LE).

Affinitas. A *G. biebersteinii* (Bunge) Holub lobis calycis tubo 2—3-plo longioribus et secus margines et carinas sat longe papillosis, a *G. obtusifolia* (F. W. Schmidt) Holub floribus minoribus (ad 20 mm lg.) differt.

Двулетник 6—20 см выс., от основания сильно разветвленный. Листья от яйцевидных до широколанцетных. Чашечки 8—11 мм дл., с ланцетными, немного неравными долями в 2—3 раза длиннее трубки, по краям и вдоль килей покрытыми сосочками. Венчики светло-желтоватые или голубоватые, 4—5-раздельные, 1.3—1.8 см дл., у нижних цветков значительно более мелкие.

Тип: «Дагестан, Аварский округ, близ „Шепшарской Караулки" (Архаз-Арахана), березовый лес по северному склону, 1500—1600 м, 26 VIII 1927, № 241, А. Порецкий» (LE).

Родство. От *G. biebersteinii* (Bunge) Holub отличается долями чашечки, которые в 2—3 раза длиннее трубки, и присутствием по их краям и вдоль килей довольно длинных сосочков, от *G. obtusifolia* (F. W. Schmidt) Holub — более мелкими (до 20 мм дл.,) цветками.

Паратипы (paratypi): «Caucasus, Gut-gora, 12 X 1861, Оверин», «Czecznja, lacus Esen-am, 6500′, 29 VII 1904, N. Busch», «Дагестан, Хунзахский р-н, 5 км южнее сел. Амишти, травянистый склон, 21 VIII 1989, № 123, Ю. Меницкий и др.» (все — LE).

ЦК — вост.; ВК. Эндемик.

Этот вид был отмечен в качестве разновидности еще Гроссгеймом, однако имевшиеся в его распоряжении сборы Оверина и Буша были плохой сохранности. Из кавказских видов *Gentianella* только *G. poretzkyi* подобно среднеевропейскому горному виду *G. obtusifolia* имеет обильное опушение из сосочков в соцветии. В отличие от относительно близкого кавказского вида *G. biebersteinii* он распространен в горах Восточного, а не Западного Кавказа.

4. *G. biebersteinii* (Bunge) Holub. — ЗК; ЦК; ЗЗ (сев.). Эндемик.

5. *G. promethea* (Juz.) Holub. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Эндемик.

6. *G. caucasea* (Lodd. ex Sims) Holub. — *Gentiana caucasea* Lodd. ex Sims. — *G. caucasica* Bieb. — *G. marcowiczii* Kusn. — *Gentianella caucasica* (Bieb.) Czer. — ЦК; ВК (зап.); ЮЗЗ (Арагац). Эндемик.

7. *G. lipskyi* (Kusn.) Holub. — ЦК. Эндемик.
Вероятно, происходит от гибридизации *G. promethea* × *G. umbellata.* Известен по немногим экземплярам.

Секция 2. *Arctophila* (Griseb.) Holub. — *Aloites* Rafin. 1837, Fl. Tellur. 3: 21 (typus: *Gentiana quinquefolia* L.).

8. *G. umbellata* (Bieb.) Holub. — ЗК; ЦК; ВК; ЦЗ (сев.); ЮЗ (окр. оз. Севан); Т (Зувант).

Род 6. *Comastoma* (Wettst.) Toyokuni

1. *C. dechyanum* (Somm. et Levier) Holub. — ЦК; ВК; ЦЗ (сев.). Эндемик.

Род 7. *Lomatogonium* A. Br.

1. *L. carinthiacum* (Wulf.) Reichenb. — ЗК; ЦК; ВК; ЦЗ (сев.); ЮЗ (окр. оз. Севан; Зангезурский хр.).

Род 8. *Swertia* L.

1. *S. longifolia* Boiss. 1844, Diagn. Pl. Or., ser. 1, 5: 90; Edmondson, 1978, Fl. Turkey, 6: 195. — *S. aucheri* Boiss. 1844, l. c.: 90. — ЮЗЗ; ЮЗ.

2. *S. iberica* Fisch. et Mey. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ (горы); ЦЗ (сев.); ВЗ (сев. и Памбакский хр.); ЮЗЗ. Эндемик.

3. *S. haussknechtii* Gilg ex Pissjauk. — ЗЗ (Аджария); ЦЗ (сев.); ЮЗЗ; ЮЗ (окр. оз. Севан).

В заключение отметим, что количество кавказских эндемиков в семействе горечавковых очень велико. Из 46 видов флоры Кавказа эндемиками являются 17. Все это горные виды Большого Кавказа, нередко заходящие и на Малый Кавказ. Отсутствующие на Большом Кавказе горные виды, например *Gentiana gelida* или *G. pontica*, как правило, заходят в Турцию, Иран и другие страны Юго-Западной Азии. Наиболее обособленными из эндемиков являются 2 вида горечавок из секции *Septemfidae* — *G. owerinii* (эндемик Андийского хр. в Дагестане) и *G. paradoxa* (эндемик известняковых обнажений Абхазии и прилежащих к ней районов). Остальные эндемики имеют близкородственные виды на Кавказе (*Gentiana grossheimii*, *Gentianella poretzkyi* и др.) или в горах Европы (*Gentiana angulosa*, *Gentianella biebersteinii* и др.). 2 эндемичных вида — *Gentiana vittae* и *Gentianella lipskyi* — имеют гибридное происхождение и, возможно, являются даже современными гибридами. Самостоятельность вида *Comastoma dechyanym*, очень близкого к широко распространенному арктоальпийскому виду *C. tenellum* (Rottb.) Toyokuni, несколько сомнительна.

Из неэндемичных видов на Кавказе представлены такие широко распространенные высокогорные виды, как *Gentiana nivalis*, *G. pyrenaica*, *G. aquatica*, *G. prostrata.* К широко распространенным в Европе и на Кавказе равнинным и низкогорным видам относятся *Centaurium erythraea*, *C. pulchellum* и *Gentiana cruciata.* Особый интерес представляет присутствие на Кавказе преимущественно европейских бореальных равнинных видов — *Gentiana pneumonanthe* (изредка встречающегося на приморских болотистых лугах Колхиды) и *Gentianella amarella* s. l. (известного в среднегорьях Большого Кавказа). Последний вид представлен

здесь 2 сезонными видами 2-го порядка — *G. amarella* s. str. и *G. lingulata*, географически вполне обособленными (в то время как европейские части ареалов этих видов почти совпадают).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М.: Сов. наука, 1949. 747 с. — *Зуев В. В.* К систематике сибирских представителей рода *Gentiana* s. l. (*Gentianaceae*) // Бот. журн. 1981. Т. 70. № 7. С. 916—923. — *Зуев В. В.* Горечавковые Сибири (эволюция, филогения). Новосибирск, 1991. 111 с. — *Меницкий Ю. Л.* Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Цвелев Н. Н. Gentianaceae* Juss. — Горечавковые // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1978. Т. 3. С. 57—86. — *Цвелев Н. Н.* О геномном критерии родов у высших растений // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 5. С. 669—675. — *Pringle J. S.* Sectional and subgeneric names in *Gentiana* (*Gentianaceae*) // Sida. 1978. Vol. 7. N 3. P. 232—247.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 11 XII 1992

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (47) : 582.29

Н. Б. Истомина

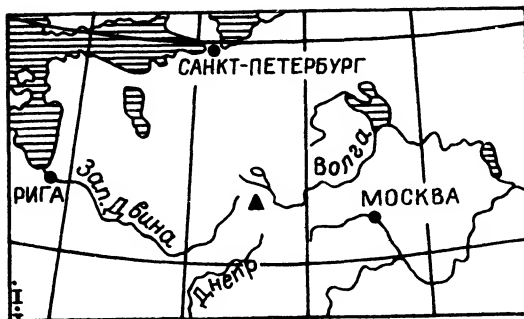
НОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ *MENEGAZZIA TEREBRATA* (*HYPOGYMNIACEAE*, *LICHENES*) В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

N. B. ISTOMINA. THE NEW LOCALITIES OF *MENEGAZZIA TEREBRATA* (*HYPOGYMNIACEAE*, *LICHENES*) IN THE EUROPEAN PART OF RUSSIA

Описано новое местонахождение лишайника *Menegazzia terebrata*, занесенного в «Красную книгу РСФСР», в европейской части России (Центрально-Лесной биосферный заповедник). Отмечена приуроченность вида к ольхе черной. Формирование многочисленных группировок менегации пробуравленной связывается с черноольшаниками и ельниками черноольхово-таволговыми.

Вид *Menegazzia terebrata* (Hoffm.) Massal. является монтанным лишайником, который широко распространен по всему земному шару, главным образом в горах Европы, Северной и Южной Америки, Австралии, Азии. В связи с загрязнением воздушной среды и хозяйственной деятельностью человека в лесах значительно сократилась численность этого вида по всему ареалу, особенно в Европе (Türk, 1981; Pišút, 1985). В настоящее время менегация пробуравленная повсеместно представлена небольшими популяциями и имеет незначительную численность. Меры охраны этого лишайника остаются неразработанными. В 1988 г. вид был занесен в «Красную книгу РСФСР». На специальном заседании, посвященном картографированию лишайников в Европе (Moberg, Wirth, 1990), отечественным лихенологам было рекомендовано картирование менегации.

Наиболее полный обзор, посвященный менегации по территории бывшего СССР, приведен в работах К. А. Рассадиной (1964, 1968). В последние годы появились новые сведения о местонахождении этого вида: в Украинских Карпатах менегация довольно часто встречается на пихте, буке, ольхе, дикой яблоне, груше, дубе, черешне, грабе (Макаревич и др., 1982); на Алтае указана как редкий вид и отмечена на стволах рябины и березы (Седельникова, 1990); в лесах Сихотэ-Алиня встречается довольно часто и зарегистрирована на пихте белокорой, березе ребристой, клене, ольхе Максимовича, ели аянской, кедровом стланике (Пчелкин, 1981; Скирина, Княжева, 1985); Т. Ю. Толпышева, Е. Д. Жирякова (1990) отмечают рассеянное распространение менегации на елях в Зейском заповеднике. Для европейской части России вид указывается как спорадически встречающийся на территории Карелии, в Ленинградской, Псковской, Новгородской, Горьковской областях. Однако большинство имеющихся данных относится к началу века. Считается, что ареал менегации проходит на Восточно-Европейской равнине много западнее Московской обл. (Голубкова, 1966). Во всяком случае при подробных многолетних лихенологических обследованиях Московской обл. и смежных с нею областей (Калининской, Ярославской, Рязанской, Владимирской, Тульской, Калужской и Смоленской) менегация пробуравленная не была обнаружена и ее обитание в средней полосе России ставилось под сомнение (Голубкова, 1959, 1965, 1966).



Местоположение Центрально-Лесного биосферного заповедника (обозначен треугольником).

При проведении инвентаризации лишайниковой флоры менегацция пробуравленная была обнаружена нами в Центрально-Лесном биосферном заповеднике. Этот заповедник расположен на главном Каспийско-Балтийском водоразделе Русской равнины в юго-западной части Валдайской возвышенности (56° 26′—56° 31′ с. ш.; 32° 29′—33° 01′ в. д.) (см. рисунок). Это достаточно крупный (21 420 га) и хорошо сохранившийся резерват южнотаежных еловых лесов. В результате маршрутного обследования территории заповедника в 1987 г. было зарегистрировано 7 находок менегацции (6 — на ольхе черной и 1 — на клене). С учетом выявленной приуроченности менегацции к ольхе черной в 1992 г. были проведены специальные обследования отдельных участков черноольшаников, ельников черноольхово-таволговых и папоротниково-таволговых (общей площадью 23.4 га); выявлено, что в подобных типах леса менегацция пробуравленная — достаточно часто встречающийся вид.

На одном из детально обследованных участков крупного (20.2 га) выдела черноольшаника папоротниково-таволгового найдено 260 слоевищ. При описании находок указывали диаметр ствола, тип коры форофита (Piciar, 1965), экспозицию и высоту произрастания слоевищ, их число на стволе и диаметр, а также присутствие других видов лишайников. На ольхе черной менегацция произрастает в комлевых и стволовых частях деревьев на высоте от 0.4 до 2 м. Наиболее часто слоевища регистрировали на высотах от 0.7 до 1.5 м. Диаметры деревьев, на которых встречалась менегацция, варьировали от 8 до 27 см. Отмечена приуроченность слоевищ к определенным экспозициям: наиболее часто менегацция регистрировалась на северной, северо-западной и северо-восточной экспозициях и совсем редко — на южной. В зависимости от возраста и типа коры дерева размеры и характер развития слоевищ менегацции различны. На более молодых стволах с гладкой корой произрастают крупные (от 8 до 36 см^2) талломы с органами вегетативного размножения. На более старых стволах, кора которых расчленена и имеет глубокие трещины, размеры слоевищ гораздо мельче (от 2 до 16 см^2). Вероятно, подобная угнетенность менегацции на более старых деревьях определяется присутствием других видов лишайников (*Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata*, *Lepraria incana*, *Pertusaria amara*, *Evernia prunastri*, *Cladonia fimbriata*, *Cladonia ochrochlora*), которые на молодых стволах произрастают менее обильно. В Украинских Карпатах менегацция также связана в своем распространении главным образом с молодыми буковыми лесами (Макаревич, 1958). Кроме того, нами отмечено, что менегацция более многочисленна и имеет крупные и хорошо развитые слоевища на участках с высокой сомкнутостью крон.

По материалам последнего лесоустройства (1984), типы леса (хвощово-папоротниковые, папоротниково-таволговые), где в древостоях 1-го и 2-го ярусов присутствует ольха черная, занимают в заповеднике 3865 га, т. е. 19% от общей площади. Из них площадь собственно черноольшаников (6Олч2Е2Б) составляет 142 га. Остальные участки представлены в основном ельниками и березняками, в

формуле древостоев 1-го яруса которых на долю ольхи черной приходится одна единица.

Таким образом, чрезвычайно редкий для Европы вид — менегацция пробуравленная — обычен для Центрально-Лесного биосферного заповедника. Выявлены четкая приуроченность менегацции к ольхе черной и формирование довольно многочисленных группировок вида в черноольшаниках и ельниках черноольхово-таволговых. Можно считать, что Центрально-Лесной биосферный заповедник является достаточно крупным резерватом популяции менегацции пробуравленной в европейской части России.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубкова Н. С. Очерк флоры лишайников Московской области и смежных районов // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 2. С. 153—161. — *Голубкова Н. С.* Географический анализ лихенофлоры Верхне-Волжского флористического района // Нов. сист. низш. раст. 1965. Т. 2. С. 179—193. — *Голубкова Н. С.* Определитель лишайников средней полосы европейской части СССР. М.; Л., Наука, 1966. 256 с. — *Красная* книга РСФСР. Т. 2. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 591 с. — *Макаревич М. Ф.* Закономерности распределения лишайников в растительных группировках советских Карпат // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 6. С. 781—787. — *Макаревич М. Ф., Навроцкая И. Л., Юдина И. В.* Атлас географического распространения лишайников в Украинских Карпатах. Киев: Наукова думка, 1982. 402 с. — *Пчелкин А. В.* Лишайники-эпифиты некоторых лесообразующих пород Сихотэ-Алиньского заповедника // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1981. Т. 4. С. 86—93. — *Рассадина К. А.* Род *Menegazzia* Mass. в СССР // Нов. сист. низш. раст. 1964. Т. 1. С. 235—250. — *Рассадина К. А.* Лишайники сем. *Parmeliaceae* в СССР // Тр. V симп. микологов и лихенологов Прибалтийских республик. Вильнюс, 1968. С. 143—148. — *Седельникова Н. В.* Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Новосибирск: Наука, 1990. 258 с. — *Скирина И. Ф., Княжева Л. А.* Лихенофлора пихтово-еловых лесов восточных склонов Среднего Сихотэ-Алиня // Брио-лихенологические исследования в СССР. Тез. докл. Апатиты, 1985. С. 111—112. — *Толпышева Т. Ю., Жирякова Е. Д.* Зейский государственный заповедник как резерват лишайников // Заповедники СССР — их настоящее и будущее. Тез. докл. Всесоюз. конф. Ч. 2. Новгород, 1990. С. 200—202. — *Moberg R., Wirth V.* Meeting on lichen mapping in Europe — Agreements and further proposal. I Pap. I Proc. Ist. Meet. Lichen Mapp. Eur. Stutgart, Sept. 22—24, 1990 // Stutgart. Beitr. Naturk. A. 1990. N 456. P. 149—150. — *Piciar V.* Epiphytische Moosgesellschaften der Slovakei // Acta Fac. Rer. Nat. Univ. T. 9. Fasc. 8-9. Botanica. N 12. 1965. P. 369—466. — *Pišút I.* Die aktuelle Verbreitung einiger epiphytischen Flechtenarten in der Slovakei // Zb. Sloven. Nár. múz. Prir. vedy (bivši «Acta rerum natur. Mus. nat. Slov. Bratislava»). 1985. N 31. P. 3—26. — *Türk R.* Ergebnisse der floristischen Flechtenkartierung in Oberösterreich // Linz. biol. Beitr. 1981. T. 13. N 1.

Центрально-Лесной биосферный заповедник
Заповедное, Тверская обл.

Получено 28 IX 1992

УДК 581.9 (470.333)

Ю. П. Федотов

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ЗАПОВЕДНИКЕ «БРЯНСКИЙ ЛЕС»

Yu. P. FEDOTOV. FLORISTIC FINDINGS IN «BRYANSKY LES» PRESERVE

Приведены данные о 5 новых для заповедника «Брянский лес» видах, из них 4 — новые для Брянской обл.

При исследовании флоры и растительности заповедника «Брянский лес» в 1992 г. нами были отмечены новые и редкие для Брянской обл. виды сосудистых

растений. Находки некоторых из них не только представляют инвентаризационный интерес, дополняя список флоры области (Маевский, 1964; Босек, 1975, 1979, 1989; Булохов и др., 1981; Величкин, Булохов, 1990), но и любопытны с ботанико-географических позиций. Далее приводятся наиболее интересные, с нашей точки зрения, флористические находки. Названия видов даны по сводке С. К. Черепанова (1981). Гербарные образцы растений хранятся в научном фонде заповедника.

Carex brizoides L. Центральноевропейский неморальный вид, граница сплошного распространения которого проходит в основном по р. Днепр. Ближайшие местонахождения вида указаны для Черниговской обл. Украины (Зеленая книга ..., 1987). Новый вид для Брянской обл. В заповеднике осока трясунковидная обнаружена в урочище Нижний на границе заболоченного черноольхового леса и суходольного луга. Вид представлен небольшой по площади (около 25 м^2) компактной популяцией с проективным покрытием *C. brizoides* до 85—90% и высотой травяного яруса 0.6—0.7 м. В травостое в редкой примеси произрастают *Scirpus sylvaticus* L., *Angelica sylvestris* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Carex hirta* L., *Geum rivale* L., *Galium mollugo* L.

Dactylorhiza traunsteineri (Saut.) Soó. Арктоальпийский вид с дизъюнктивным ареалом (Флора ..., 1976), новый для Брянской обл. Занесен в «Красную книгу РСФСР» (1988). Обнаружен в охранной зоне заповедника, на окраине мезотрофного осоково-пушицево-сфагнового болота. На сплошном сфагновом покрове (*Sphagnum fallax*) с глубиной торфа 0.8—1 м совместно с единичными экземплярами *D. traunsteineri* произрастают *Carex lasiocarpa* Ehrh., *Eriophorum vaginatum* L., *Oxycoccus palustris* Pers., *Molinia caerulea* (L.) Moench.

Lycopodiella inundata (L.) Holub. Голарктический вид с рассеянным распространением. Для Брянской обл. указывается несколько местонахождений вида в западных районах (Босек, 1975). Найден в урочище Озерки на территории, предложенной к охране в качестве памятника природы, вне заповедника. Вид приурочен к границе обводненного кочкарно-осокового (*Carex omskiana* Meinsh.) евтрофного и осоково-сфагнового (Carex lasiocarpa—Sphagnum cuspidatum) мезотрофного сообществ. Площадь обнаруженной популяции около 2—3 м^2, проективное покрытие вида до 5%. В торфяных понижениях микрорельефа совместно с *L. inundata* произрастают *Utricularia minor* L., *Comarum palustre* L., *Sparganium minimum* Wallr., на повышенных частях рельефа — *Drosera rotundifolia* L., *Carex cinerea* Poll., *Peucedanum palustre* (L.) Moench.

Myosotis lithuanica (Schmalh.) Bess. ex Dobrocz. Европейский спорадически встречающийся вид (Флора ..., 1981), новый для Брянской обл. В заповеднике обычен для сообществ осоково-гипновых болот (Carex rostrata—Aulacomnium palustre + Tomenthypnum nitens). Совместно с ним произрастают *Carex appropinquata* Schum., *C. diandra* Schrank, *C. dioica* L., *Comarum palustre*, *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó, *Epipactis palustris* (L.) Crantz, *Eriophorum polystachyon* L., *Menyanthes trifoliata* L. и др.

Polygala wolfgangiana Bess. ex Ledeb. Европейский редкий вид, новый для Брянской обл. В заповеднике найден на песчаной обочине старой лесовозной дороги. В разреженном растительном покрове совместно с ним произрастают *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Carex ericetorum* Poll., *Chamaecytisus zingeri* (Nenuk.) Klásková, *Genista germanica* L.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Босек П. З. Растения Брянской области. Брянск: Приокск. кн. изд-во, 1975. 465 с. — *Босек П. З.* Дополнение к списку растений флоры Брянской области // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 2. С. 241—244. — *Босек П. З.* Дополнение к флоре Брянской области // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 10. С. 1504—1508. — *Величкин Э. М., Булохов А. Д.* О некоторых

новых и редких для Брянской области видах растений // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 4. С. 571—572. — *Булохов А. Д., Величкин Э. М., Харитонцев Б. С.* Новые материалы к флоре Брянской области // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 5. С. 750—754. — *Зеленая* книга Украинской ССР. Киев: Наукова думка, 1987. 214 с. — *Красная* книга РСФСР. Т. 2. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 591 с. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. М.: Колос, 1964. 880 с. — *Флора* европейской части СССР. Л.: Наука, 1976. Т. 2. 235 с.; 1981. Т. 5. 380 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Государственный заповедник «Брянский лес»
Ст. Нерусса

Получено 5 XI 1992

УДК 581.9 (471.43)

Н. С. Раков

ASTRAGALUS TENUIFOLIUS (*FABACEAE*) — НОВИНКА ФЛОРЫ СРЕДНЕЙ ВОЛГИ

N. S. RAKOV. *ASTRAGALUS TENUIFOLIUS* (*FABACEAE*), A NEW FINDING FOR THE MIDDLE VOLGA FLORA

Сообщается о нахождении астрагала узколистного на правобережье Волги в Самарской обл. Приведена характеристика ценозов, в которых он найден.

Род *Astragalus* L. во флоре Средней Волги представлен 21 видом, из которых в Самарской обл. встречаются 16 (Маевский, 1964). Нами выявлен еще один вид — *Astragalus tenuifolius* L. (*A. scopiformis* Ledeb., *A. tauricus* Pall. subsp. *scopiformis* (Ledeb.) L. Vassil.) из секции *Craccina* (Stev.) Bunge, новый для всей средневолжской флоры.

Т. И. Плаксина (1988) в списке сосудистых растений Волго-Уральского региона астрагал узколистный не приводит, но указывает *A. tauricus* Pall., свойственный Крыму. На наш взгляд, это вряд ли соответствует действительности. Н. Н. Цвелев относительно этих 2 близких видов астрагала отмечает (личное сообщение), что *A. tenuifolius* и *A. tauricus* — 2 «хороших вида», легко отличающихся друг от друга: у *A. tauricus* цветоножки короче (до 1 мм дл.), а зубцы чашечки явно длиннее. Этот диагностический признак был учтен и Л. И. Васильевой (1987) при обработке рода *Astragalus* L. во «Флоре европейской части СССР», однако отмеченное различие между этими видами по относительной длине цветоносов не выдерживается в пределах обоих видов.

С. К. Черепанов (1981) в своей сводке выделяет *A. scopiformis* Ledeb. (*A. tauricus* Pall. subsp. *scopiformis* (Ledeb.) L. Vassil.) в качестве самостоятельного вида. A. Chater (1968) принимает *A. tauricus* и *A. scopiformis* синонимами ранее описанного из Сибири вида *A. tenuifolius*, но Васильева (1975) не считает эти виды тождественными. Скорее всего, следует согласиться с мнением Н. Н. Цвелева (личное сообщение): «Не совсем ясно, стоит ли принимать для приволжского вида название *A. tenuifolius* вместо *A. scopiformis*, ведь пока типовой экземпляр *A. tenuifolius* никто из наших ботаников не видел. Но и доказать, что это название не пригодно для *A. scopiformis*, пока невозможно без анализа линнеевского материала, поэтому приволжский вид правильнее называть *A. tenuifolius*, а не *A. scopiformis*».

До настоящего времени астрагал узколистный в европейской части России был известен только в двух районах к востоку от Волги — в Приуралье и на Южном Урале (Васильева, 1987). Именно эти районы составляют западную часть ареала этого астрагала, общее распространение которого приходится на юг Западной Сибири и Казахстан. Астрагал узколистный найден нами на пра-

вобережье Волги, на крайнем западе Жигулей, в 20 км к северо-востоку от г. Сызрани в окрестностях небольшого с. Троекуровка Самарской обл. На северо-восток от с. Троекуровка до с. Губино располагается возвышенная гряда холмов, известная в геоморфологии под названием Губинские Жигули, или Губинско-Троекуровские высоты, представляющие собой крайнее западное продолжение Жигулевских гор (Обедиентова, 1953).

В геологическом отношении Губинско-Троекуровские высоты сложены каменноугольными известняками и доломитами, являющимися почвообразующими породами, которые на крутых склонах выходят на поверхность, придавая им характерный беловатый цвет.

Астрагал узколистный произрастает в различных ценозах: а) в степных сообществах на верхних частях крутых каменистых склонов, сложенных карбонатными породами (см. таблицу, описания 1, 3—5); б) в настоящей степи на выровненных участках (см. таблицу, описания 2, 6). В силу уникальности местонахождения данного вида астрагала на западе Самарской Луки, как единственного на правобережье Волги и, возможно, реликтового, мы приводим флористический состав описанных сообществ, указывая обилие растений по шкале Друде (латинские названия растений приведены по сводке Черепанова, 1981).

В степных сообществах на каменистых склонах гор, сложенных карбонатными породами, кустики астрагала узколистного, достигая 15—18 см выс., заметно выделялись в момент цветения, образуя лилово-розовые пятна до 25—30 см в диам. Кстати сказать, в это время хорошо видно, что цветоносы в 2 раза длиннее листьев (серовато-зеленые кустики астрагала как бы покрыты шапкой пурпуровых цветков), а не равные по длине листьям или немного короче их, как пишет Васильева (1987) при обработке рода. На то, что цветоносы в 2 раза длиннее листьев, указывается и в «Определителе высших растений Башкирской АССР» (1989). На одном растении астрагала насчитывалось до 150—170 цветков.

В сообществах настоящих степей с господством плотнодерновинных злаков (см. таблицу, описания 2, 6) обилие и жизненность астрагала узколистного снижаются: уменьшаются размеры растения, количество генеративных побегов и цветков. Его кустики менее заметны даже при цветении и практически теряются в степном травостое после отцветания. Кроме того, он встречается на менее задернованных степных участках.

По нашим наблюдениям, экологический и фитоценотический оптимум астрагала узколистного на западе Жигулей следует связывать со степными ценозами каменистых склонов, сложенных карбонатными породами.

С целью сохранения этой единственной сейчас на правобережье Волги популяции *A. tenuifolius* и своеобразных ценозов, в которых он произрастает, необходимо отнести данное местонахождение на Губинских Жигулях к категории охраняемых территорий с определенным режимом хозяйственного использования (умеренным выпасом скота и недопущением степных пожаров поздней весной). Придание этому району статуса охраняемой территории диктуется также необходимостью сбережения наиболее крупной в Жигулях популяции эндемичного вида *Stipa korshinskyi* Roshev.

Гербарные образцы астрагала узколистного хранятся на кафедре ботаники Ульяновского государственного педагогического института. Часть образцов передана в наиболее крупные и известные гербарии: Ботанического института РАН (LE), Московского государственного университета (MW), Главного ботанического сада РАН (MHA), Института ботаники АН Беларуси; в региональные гербарии: Самарского государственного университета, Жигулевского государственного заповедника.

В заключение приношу искреннюю благодарность Н. Н. Цвелеву за просмотр гербарных образцов и ценные советы при выполнении работы.

Флористический состав сообществ с астрагалом узколистным

Виды	Описания					
	1	2	3	4	5	6
Кустарнички, полукустарнички						
Ephedra distachya	—	sp	—	sp	—	—
Onosma simplicissima	sp	—	sp	cop_1	sp	—
Scabiosa isetensis	—	—	sp	sp	—	—
Thymus cimicinus	cop_2	sp	—	cop_2	—	sp
Злаки						
Cleistogenes squarrosa	—	cop_1	—	sp	sp	sp
Festuca rupicola	sol	sp	sol	sp	sp	sp
Helictotrichon desertorum	sp	cop_2	cop_2	sp	sol	—
Koeleria cristata	sp	sp	sol	sp	sp	sp
Poa angustifolia	sp	sp	—	—	—	sp
P. bulbosa	—	—	—	sol	—	—
Stipa capillata	cop_1	sp	sol	sol	cop_1	sp
S. korshinskyi	—	—	—	—	—	cop_1
S. pennata	sol	sol	sp	sol	—	sol
Осоки						
Carex pediformis	sp	sp	sp	sol	sol	sol
C. supina	—	sp	sp	—	—	sol
Бобовые						
Astragalus tenuifolius	sp	sp	sol	sp	cop_1	sol
A. testiculatus	—	sp	sp	sp	—	sp
Medicago falcata	—	—	—	—	—	sp
Разнотравье						
Achillea nobilis	—	—	—	—	—	sol
Alyssum gymnopodium	sp	sp	sp	sp	sp	sol
Artemisia austriaca	sol	—	sol	sp	—	sp
A. marschalliana	sp	sol	sol	sol	sp	sol
Campanula sibirica	sol	sol	—	sp	sp	sol
Centaurea pseudomaculosa	—	—	—	—	—	sol
C. sumensis	sp	sol	sp	cop_1	—	—
Clausia aprica	sol	sol	—	—	—	—
Crinitaria villosa	—	—	—	—	—	sol
Eremogone saxatilis	—	sp	sol	—	sp	sol
Erigeron acer	—	—	—	—	—	sol
Euphorbia seguierana	sp	sp	sol	sp	—	—
Galium octonarium	sp	—	sp	sp	sol	sol
Gypsophila altissima	sol	sol	sp	sp	—	—
Hieracium echioides	sol	sol	sol	—	sol	sol
Jurinea ledebourii	sol	—	sol	sol	sol	—
Linum perenne	—	—	—	sol	—	—
Nonea pulla	—	—	—	sol	—	sol
Orobanche coerulescens	—	—	sol	—	—	—
Pedicularis kaufmannii	—	—	sp	—	—	—
Polygala hybrida	—	—	—	sol	—	—
P. sibirica	—	—	—	sp	—	—
Potentilla arenaria	cop_2	cop_1	sp	sp	cop_1	cop_1
Salvia nutans	—	sol	sol	sol	—	sol
S. stepposa	—	sol	sol	—	—	sol
Scorzonera austriaca	sol	—	sol	—	—	—
S. hispanica	—	sol	—	—	—	sol
Silene artemisetorum	—	sol	sol	sol	sol	sol
Tanacetum sclerophyllum	—	—	sol	—	—	—
Taraxacum serotinum	—	sp	—	—	sol	sol
Thesium arvense	—	—	—	sol	—	sol
Thalictrum minus	sol	sol	sol	—	sol	sol
Trinia multicaulis	sol	sp	sol	sol	sol	sol
Verbascum lychnites	—	sp	—	—	—	—

Виды	Описания					
	1	2	3	4	5	6
V. phoeniceum	—	sol	sol	—	—	sol
Viola montana	—	—	sol	—	—	—
Мхи						
Tortula ruralis	—	—	—	sp	sol	—

Примечание. Описания: 1 — разнотравно-тырсово-пустынноовсецово-тимьянниковое сообщество в верхней части склона западной экспозиции, уклон 25°, проективное покрытие 40%; 2 — разнотравно-лапчатково-пустынноовсецовое сообщество на выровненной вершине гряды, проективное покрытие 60%; 3 — разнотравно-пустынноовсецовое сообщество на верхней части склона северной экспозиции, уклон 25—30°, проективное покрытие 60%; 4 — разнотравно-тимьянниковое сообщество на склоне южной экспозиции, уклон 20—25°, проективное покрытие 40%; 5 — разнотравно-лапчатково-тырсовое сообщество на верхней части склона западной экспозиции, уклон 10°, проективное покрытие 60%; 6 — разнотравно-лапчатково-тырсово-коржинскоковыльное сообщество на выровненной вершине гряды, проективное покрытие 70%.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильева Л. И. Об *Astragalus tauricus* Pall. // Нов. сист. высш. раст. 1975. Т. 12. С. 233—234. — *Васильева Л. И.* Род Астрагал — *Astragalus* L. // Флора европейской части СССР. Т. 4. Л.: Наука, 1987. С. 47—76. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. Л.: Колос, 1964. 880 с. — *Обедиентова Г. В.* Происхождение Жигулевской возвышенности и развитие ее рельефа // Матер. по геоморфологии и палеогеографии СССР. Тр. Ин-та геогр. 1953. Вып. 53. С. 1—247. — *Определитель* высших растений Башкирской АССР. М.: Наука, 1989. 375 с. — *Плаксина Т. И.* Сосудистые растения Волго-Уральского региона // Практикум по спецкурсу «Местная флора». Куйбышев: Изд-во КГУ, 1988. 93 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Chater A. O. Astragalus* L. // Flora europaea. Cambridge, 1968. Vol. 2.

Ульяновский государственный педагогический институт

Получено 12 V 1992

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 0.19.941 : 0.02.01 : 581.9 (470.311)

В. Б. Куваев, М. Л. Шелгунова, Л. К. Константинов. Флора окрестностей Знаменского. Опыт долговременного мониторинга и сохранения урбанизируемой флоры Подмосковья. — М.: Наука, 1992. 358 с.

I. A. GUBANOV. *V. B. KUVAEV, M. L. SHELGUNOVA, L. K. KONSTANTINOV.* THE FLORA OF THE NEIGHBOURHOOD OF ZNAMENSKOE. 1992

Рецензируемая монография посвящена важной проблеме — сохранению остатков растительного покрова на территориях, активно застраиваемых и подвергающихся в связи с этим коренным преобразованиям. Сколько-нибудь серьезные рекомендации на этот счет можно дать, только зная, каким был этот покров до хозяйственных пертурбаций. К сожалению, немало опубликованных работ по этой проблематике, внешне привлекательных, страдает декларативностью, а рекомендации формулируются «из общих соображений». Монография В. Б. Куваева с соавторами выгодно отличается тем, что в ней документально показано, что было на изучаемой территории почти 70 лет назад, в каком направлении шло изменение флоры при «приближении» Москвы к Знаменскому, как меняется состав флоры в наши дни, когда лесопарк Знаменского становится островом среди московских новостроек. И вот на такой солидной базе авторы развертывают программу сохранения аборигенных растений южного Подмосковья и возвращения в местную флору видов, некогда там росших.

Монография состоит из кратких, но достаточно емких вводных разделов, 4 глав основного текста, заключения, списка литературы и указателей названий таксонов. В Предисловии (с. 5—7) и Введении (с. 8—10) авторы обсуждают проблему мониторинга флоры и растительности урбанизированных территорий, определяют задачи исследований, итоги которых обобщены в монографии, условия выполнения работы, распределение написанных разделов между авторами, приводят список сокращений, принятых в тексте. Список оказался довольно обширным. За счет этого авторам удалось огромнейшую информацию поместить в сравнительно небольшой объем книги. Конечно, обилие сокращений несколько затрудняет чтение, но жертва, на мой взгляд, вполне оправдана. Основным автором монографии является В. Б. Куваев — известный ботаник, активно работающий по экологической и природоохранной тематике.

В главе 1 «Физико-географические условия и растительность Знаменского» (с. 11—30) детально охарактеризована природная среда южного ближнего Подмосковья, частично вошедшего теперь в черту Москвы. Редко в какой ботанической работе так тщательно и квалифицированно характеризуется район исследований по физико-географическим параметрам. Опубликована картосхема (рис. 1 на с. 12), где показана территория, которую авторы понимают как «окрестности Знаменского». На севере она доходит до санатория «Узкое», на юге — до ст. Бутово; сюда входят также Битцевский лесопарк и долина р. Битца в верхнем течении. Очерк растительности сравнительно невелик по объему (с. 25—30), но дает ясное представление о растительном покрове изученной территории и изменениях, произошедших с ним в последние десятилетия.

Важнейшей частью монографии является глава 2 «Аннотированный флористический список» (с. 31—167). Первоначальной основой главы послужил список растений окрестностей усадьбы Знаменское-Садки, составленный В. П. Рождественским в 1934 г. Фактическим материалом для списка явились гербарные сборы растений и наблюдения преподавателей и учащихся Битцевского сельскохозяйственного техникума, который размещался в Знаменском с 1923 г. и, к сожалению, напрасно ликвидирован в конце 50-х годов. Одним из энтузиастов, посвящавших значительную часть досуга сбору гербария, был студент техникума В. Н. Ворошилов, ныне известнейший наш флорист и систематик. Практически все годы функционирования техникума ботанику в нем преподавал замечательный педагог Василий Петрович Рождественский, воспитанник Московского университета и воспитатель целой когорты ботаников и агрономов, внесших заметный вклад в развитие науки. (К их числу относится, между прочим, и основной автор рецензируемой монографии, а также автор настоящей рецензии). Отрадно, что монография посвящена светлой памяти В. П. Рождественского.

В списке Рождественского насчитывалось 575 видов, что для небольшой площади флористически небогатого Российского Нечерноземья довольно много. Это свидетельствует об исключительно тщательном обследовании флоры района. Тем не менее и в дальнейшем список пополнялся, но в то же время многие виды с этой территории по ряду причин совсем исчезали. Фронтальное флористическое обследование примерно той же территории, выполненное под руководством В. Б. Куваева (в значительной мере им самим) в 70—80-е годы, позволило получить уникальный материал, наглядно демонстрирующий динамику флоры Подмосковья за последние полвека. В 1986 г. во флоре окрестностей Знаменского насчитывалось 545 видов сосудистых растений. (Учтены не только дикорастущие представители, но и культурные растения, а также интродуценты в посадках). К сожалению, в списке оказалась пропущенной *Corydalis intermedia* (L.) Merat из ближайших окрестностей Знаменского, наши сборы которой хранятся в Гербарии МГУ и о них сообщалось в печати еще в 1975 г. (статья, кстати сказать, цитируется в рецензируемой монографии). Зато В. Б. Куваеву удалось найти новый для науки подвид колокольчика *Campanula patula* L. subsp. *debilis* Kuvajev, который и описан в монографии (с. 150) по всем правилам ботанической номенклатуры.

К публикуемому в монографии списку флоры окрестностей Знаменского, по-моему, нельзя относиться как к очередной локальной «флоре» (хотя и их обилием наша страна пока похвастаться не может). Несмотря на скромные размеры изученного района, получилась фундаментальная «флора», в которой каждый таксон охарактеризован разносторонне: показаны тип ареала, экологические и фитоценотические особенности, встречаемость и численность в данной местности, наличие гербарных сборов, отсюда и место их хранения и т. д. Авторы умело использовали разнообразные шрифты при наборе названий таксонов, что позволяет сразу получить о роде и виде ценнейшую информацию, в частности о том, сохранился ли этот вид с 20-х годов или в последние годы не обнаруживается. Не могу припомнить других работ, где была бы так тщательно прослежена динамика видового состава растений на определенной территории. Как пример приведу такой факт: когда-то на усадьбе был посажен кедр сибирский *Pinus sibirica* Du Tour, в минувшую войну его загубили, в монографии учтено и это единственное дерево. Если бы авторы опубликовали только «голый» флористический список окрестностей Знаменского, то и его нужно было бы приветствовать, а в рецензируемой монографии — это замечательная глава, публикация которой ценна и с фактической стороны, и как методический пример, достойный подражания.

Глава 3 «Динамика флоры Знаменского» (с. 168—238) представляет собой по сути дела анализ списка из предыдущей главы, который содержит как бы

два «слоя» — растения Знаменского 20-х годов и современные. Со свойственными В. Б. Куваеву обстоятельностью, точностью и педантичностью (в хорошем смысле слова) проанализирована судьба каждого вида сосудистых растений, зарегистрированных здесь в последние 70 лет. Вскрываются причины исчезновения одних видов и появления новых. Может быть, авторы здесь даже переборщили с различными математическими расчетами, но я не рискую их упрекать, а лишь отдаю должное их целеустремленности в освещении проблемы.

Глава 4 «Возможности сохранения и развития урбанизируемого растительного покрова» (с. 239—309) — конкретная, детально разработанная программа восстановления флоры Знаменского и некоторых фитоценозов. О ней тоже можно сказать много лестных слов, но ограничусь лишь пожеланием, чтобы она осуществилась хотя бы частично, учитывая тяжелые времена, переживаемые Россией и ее наукой.

Итоги исследований, отраженных в монографии, и развиваемых авторами природоохранных перспектив подводятся в заключении (с. 310—312; не знаю, почему оно названо «Резюме», а не «Заключение»). Как и полагается, оно лаконичное, но очень емкое. Отрадно, что оно полностью переведено на английский язык (с. 313—315). Обширнейший список цитированной литературы (с. 316—340) показывает, как ответственно авторы подходят к каждому высказываемому на страницах монографии положению. Полиграфическое оформление книги вполне удачное, но фотографии воспроизведены во многих случаях нечетко.

Анализируя монографию В. Б. Куваева с соавторами в целом, не побоюсь высказать суждение, что российская наука обогатилась хорошим произведением, имеющим высокое научное и методическое значение. Научная ценность монографии — прежде всего в показе тенденций динамики флоры пригородных территорий при наступлении на них городов. Эта динамика прослежена на тщательно документированном фактическом материале, проанализированном по оригинальной программе. Методическая ценность книги также очевидна, ибо ничего подобного в отечественной литературе пока не было. И конечно же, рецензируемый труд — весомый вклад в теорию и практику природоохранных исследований и реальных проектов. Может быть, предлагаемое в книге — это «программа-максимум», которую трудно реализовать в настоящее время, но к ней обязательно нужно стремиться.

И. А. Губанов

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова

Получено 10 I 1993

ХРОНИКА

УДК 061.3 : 581.526.3

КОНФЕРЕНЦИЯ «ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ И КАЧЕСТВО ИХ ВОД»

I. M. RASPOPOV. THE CONFERENCE «WATER VEGETATION OF INNER RESERVOIRS AND QUALITY OF THEIR WATERS»

Такой теме была посвящена Конференция, проведенная согласно решению 2-й конференции по высшим водным и прибрежным растениям. Конференция была проведена Институтом водных проблем Севера Карельского научного центра РАН при содействии Института озероведения РАН и ГосНИОРХ; материальную поддержку оказал Комитет по охране природы Карелии. Работа Конференции проходила в период с 21 по 24 сентября 1992 г. на оз. Лососином под г. Петрозаводском. В работе Конференции приняли участие 30 человек из России, Украины, Беларуси и Сирии, представлявших 16 научно-исследовательских учреждений и высших учебных заведений этих стран. На пленарных и секционных заседаниях было заслушано и обсуждено 25 докладов, посвященных различным аспектам гидроботанических и альгологических исследований, связанных с показателями качества внутренних вод. Конференцию открыл директор Института водных проблем Севера **Н. Н. Филатов**. Затем на пленарном заседании с программными докладами выступили **И. М. Распопов** (Институт озероведения РАН, С.-Петербург) «Макрофиты в системе формирования качества внутренних вод» и **С. С. Баринова** (ВНИИ «Природа», Москва) «Единая система оценки качества воды по водорослям». Несомненный теоретический и методологический интерес представляли доклады **В. Г. Девяткина и П. А. Вайновского** (Институт биологии внутренних вод — ИБВВ РАН, Борок) «Динамика продукционно-деструкционных процессов в литорали Рыбинского водохранилища по данным ежедневных наблюдений», **В. Н. Тихомирова** и **А. В. Щербакова** (МГУ, Москва) «О некоторых подходах к анализу информации по региональным флорам водоемов».

На секционных заседаниях наибольшее внимание слушателей привлекли доклады **В. Г. Папченкова** (ИБВВ, Борок) «О сезонной динамике фитомассы воздушно-водных растений», **Л. Е. Костиковой** с соавт. (Институт гидробиологии АН Украины, Киев) «Биологическая система „Высшая водная растительность — перифитон“ и ее роль в формировании качества воды Днепровских водохранилищ», **Г. С. Гигевич** (БГУ, Минск) «Макрофиты — индикатор евтрофирования озер Белоруссии». В докладе **В. М. Хромова** и **Мухамад Али** (МГУ, Москва) было показано влияние погруженных макрофитов на развитие фитопланктона в водохранилищах. Анализ различных структур цветка стрелолиста обыкновенного в зависимости от условий среды и возможности использования этого растения в качестве биоиндикатора при мониторинге состояния водной среды был приведен в докладе **А. Г. Сидорского** (Педагогический институт, Арзамас). Итогам лабораторного эксперимента по влиянию пистии телорезовидной на солевой состав воды был посвящен доклад **Г. Н. Олейник** с соавт. (Институт гидробиологии АН Украины, Киев).

На альгологической секции наибольшее внимание слушателей привлекли доклады **Л. Г. Корневой** (ИБВВ, Борок), которая проанализировала влияние закисления озер на структурные характеристики сообществ фитопланктона, **Г. В. Кравцовой** (Предприятие «Экология, техника, технология», Волгоград) «Сукцессия флоры планктона в ходе лимногенеза Манычских водохранилищ».

Доклады вызвали оживленное обсуждение, в ходе которого было отмечено, что за последние 4 года, прошедших со времени проведения предыдущей конференции по водным растениям, тематика гидроботанических исследований получила бóльшую направленность в сторону индикационных возможностей водных растений и их сообществ, расширились экспериментальные исследования влияния макрофитов на качество воды, были предложены новые типы водоохранных сооружений с участием макрофитов. Вместе с тем выступавшие подчеркнули ограниченность новых теоретических разработок в области гидроботаники; слабое внимание к экологии отдельных видов и сообществ водных растений, без знания которой трудно осуществлять мониторинг водных экосистем; малое количество работ, посвященных взаимодействию альгоценозов и сообществ макрофитов в водных экосистемах; отсутствие современных определителей водорослей и высших водных растений России и сопредельных стран.

Конференция приняла рекомендации, в которых, в частности, указывается на необходимость расширения работ по изучению систематики и экологии водных растений как научной основы мониторинга и оценки качества водной среды с учетом региональных особенностей вида в ареале. Было признано целесообразным создание координационного центра по водным растениям на базе Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина (Борок), а также обращение к сотрудникам этого Института с просьбой провести через 4 года очередную конференцию по водным растениям и совещание по гидроботанической терминологии.

Все участники отметили хорошую организацию Конференции сотрудниками лаборатории гидробиологии Института водных проблем Севера Карельского научного центра РАН.

И. М. Распопов

Институт озероведения РАН
Санкт-Петербург

Получено 29 XII 1992

УДК 061.3 : 582.736

3-Я МЕЖДУНАРОДНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПО БОБОВЫМ «ЭВОЛЮЦИЯ *LEGUMINOSAE*». ОБЩИЙ ОБЗОР

G. P. YAKOVLEV. 3rd INTERNATIONAL LEGUME CONFERENCE «EVOLUTION OF THE *LEGUMINOSAE*». THE GENERAL REVIEW

Вначале очень краткая информация для читателей, недостаточно знакомых с главнейшими событиями в мировой легуминистике[1] двух последних десятилетий. В середине 70-х годов инициативной группе ботаников, занимавшихся изучением бобовых, удалось привлечь к обсуждению разнообразных проблем

---

[1] Я предпочитаю пользоваться для обозначения раздела систематики, касающегося бобовых, термином «легуминистика». Иногда используемый грекоязычный термин «киамология» (от греч. киамос — боб и логос — знание) в принципе допустим, но несколько претенциозен. Что же касается еще одного названия — «легуминология», то это своего рода языковая химера, объединяющая слова греческого и латинского языков.

легуминистики очень крупных специалистов, и летом 1978 г. они встретились в Кью на первой легуминистической конференции. Именно на этой Конференции R. Polhill предложил для широкого обсуждения вариант системы бобовых, которая, как справедливо заметил А. Л. Тахтаджян (1987 : 167), является по сути коллективной.

По окончании Конференции благодаря энергии нескольких ее участников соображения, высказанные легуминистами, были очень быстро обобщены. Так появились труды крупнейшего в своем роде симпозиума, озаглавленные «Advances in legume systematics» (Kew: 1981, pt 1; 1—425; pt 2; 427—1049).

Эта встреча оказала самое серьезное влияние на развитие легуминистики и консолидации специалистов, интересующихся бобовыми.

Следующая легуминистическая конференция состоялась в июне 1986 г. в Сент-Луисе (США).

Третья встреча легуминистов всего мира вновь произошла в Кью в июле 1992 г. Автору этой заметки посчастливилось быть ее участником, что и дает основания поделиться впечатлениями и информацией с отечественными читателями.

Прежде всего скажу, что Конференция была ассоциирована с двумя сателлитными семинарами. Один из них проходил до начала Конференции и проводился в университете Саутгемптона — города в южной Англии. Об этом семинаре, посвященном развитию программы ILDIS, дал информацию в предыдущем номере Ботанического журнала мой коллега Ю. Р. Росков. Другой семинар вел J. Vassal в рамках работ, осуществляемых международной группой по изучению мимозовых (International group for the study of Mimosoideae). Этот, седьмой по счету, семинар проходил по завершении основной встречи легуминистов.

Теперь вновь о самой Конференции. Собралось около 200 специалистов из 29 стран. Разумеется, наибольшее число участников представляли Англию. Приехало довольно много американцев. Было несколько ботаников из Китая и среди них — крупнейший знаток флоры тропического Китая проф. Z. Y. Wu. Он оказал мне честь, удостоив отдельной беседы, во время которой расспрашивал об И. А. Линчевском и Ан. А. Федорове, с которыми участвовал в экспедициях по Юннани в конце 50-х годов. Впервые появились и российские ботаники. Нас было четверо: помимо автора статьи еще Ю. Р. Росков, А. К. Сытин из Ботанического института РАН (С.-Петербург) и С. Ф. Пономаренко из Университета дружбы народов (Москва). Стендовый доклад (постер), посвященный эволюции соцветий бобовых, прислала Т. В. Кузнецова (МГУ).

Все мы приехали благодаря грантам, полученным от различных обществ, и прежде всего от Royal Society of Great Britain, руководителям которого приносим самую искреннюю благодарность. Впрочем, должен отметить, что особых богачей среди участников Конференции я не заметил. Многие зарубежные специалисты также воспользовались грантами различных благотворительных и научных обществ, поэтому определенное равенство делегатов чувствовалось не только в их привязанности к бобовым.

Среди участников преобладала научная молодежь в возрасте от 25 до 40 лет. Людей моего возраста, т. е. около 55 или старше, было сравнительно немного и они выглядели, скорее, некими Мафусаилами.

Все сообщения докладывались исключительно на английском, что делало материалы исследований практически доступными всем участникам. Должен особо отметить почти идеальную с точки зрения «советского» человека организацию Конференции. Причем, насколько я могу судить, это достигалось с помощью минимального числа технических работников.

Было сделано 48 докладов, на каждый из которых отводилось около 30 мин. После каждого третьего доклада проводилось небольшое обсуждение всех трех сообщений. Кроме того, было продемонстрировано 111 стендовых докладов (постеров), обобщения по которым, сделанные специалистами, докладывались в конце

каждого дня заседаний (о содержании постеров см. заметку А. К. Сытина в одном из ближайших номеров).

К сожалению, я не имею пока текстов докладов, но по информации, полученной от R. Polhill, они будут опубликованы в 1993 г. в специальном томе трудов Конференции. Поэтому надеюсь дать в будущем их подробный обзор. Предлагаемая сейчас очень краткая информация направлена главным образом на то, чтобы ознакомить читателей с обсуждавшимся кругом вопросов.

Хотя девиз Конференции — «Evolution of the *Leguminosae*», представленные доклады были достаточно разноплановыми, и, возможно, более точным было бы название «О многообразии бобовых». Уровень прочитанных докладов в подавляющем большинстве был весьма высок, и, как правило, говоря о собственных исследованиях, авторы касались еще не опубликованных материалов. Впрочем, среди сообщений были и обзорные доклады.

Теперь несколько слов о господствующих подходах к классификации бобовых. Я не ошибусь, если скажу, что такой сейчас является кладистика, лишь сравнительно редко появлялись чисто фенетические изыскания. Привычного нам традиционного подхода не было ни в одном из прочитанных докладов.

Увы, многие отечественные ботаники весьма слабо знакомы с первыми двумя методами и «механикой» обработки данных. Разумеется, я не собираюсь давать здесь характеристику этих методов, однако очень краткую информацию о кладистическом подходе все же считаю нужным привести.

Кладистика — система классификации, при которой каждая группа организмов определяется признаками, которые являются общими для всех ее членов и отличают группу от всех прочих. Отсутствие признака никогда не используется для выделения группы. При кладистическом подходе эволюционная история организмов может приниматься во внимание или же ею пренебрегают. Существуют соответствующие программы для обработки полученных данных; они доступны специалистам всех цивилизованных стран, и вопросов о методике на Конференции, естественно, не возникало.

В первый день заседания 13 июля участников Конференции приветствовал директор Кью **G. Prance**. Первый цикл докладов касался систематики таксонов высоких рангов. Общий кладистический анализ бобовых сделал **J. Chappill** (Австралия). **J. Doyle** (США) посвятил свое сообщение информации о познании эволюции бобовых путем исследования генома. Согласно высказанному им мнению, признаки генома свидетельствуют о тяготении бобовых к сапиндовым, а не к коннарусовым, которые сближаются с кунониевыми.

Второй цикл докладов первого дня работы объединял сообщения о палеоботанических исследованиях. Доклад **P. Herendeen** (США), ученика известного американского палеоботаника **D. Dilcher**, был озаглавлен «Ископаемые находки бобовых», но основное внимание было сосредоточено преимущественно на находках, сделанных в Новом Свете. Хочу особенно отметить его высказывание, согласно которому загадочный род *Podogonium* является сборным таксоном. Он, возможно, «объединяет» ископаемых представителей различных подсемейств бобовых. Другой американский палеоботаник **W. Crepet** в докладе «Палеогеография бобовых» привел аргументы в пользу позднемелового происхождения семейства.

В конце этого дня был прочитан первый доклад из цикла работ по структурной ботанике, озаглавленный «Эволюция древесины бобовых». Его сделал **P. Gasson** из Англии. Было отмечено, что в тканях по крайней мере части цезальпиниевых обнаружены кремниевые тельца (silica bodies), не найденные у представителей прочих подсемейств.

Второй день Конференции открылся докладом очень известного специалиста в области флоральной анатомии бобовых **Sh. Tucher** (США). Она остановилась на особенностях развития цветков и соцветий наиболее архаичных представителей бобовых из родов *Gleditsia*, *Ceratonia* и *Cassia* s. l. Была отмечена неопределенность формирования структур цветка у *Gleditsia*.

J. Ramirez-Domenech (США) дал подробный обзор сведений относительно флорального развития цветка у членов подсемейства мимозовых. Отмечено, что у представителей триб *Parkieae* и *Acacieae* имеет место пролиферация тычинок. Среди четырех типов инициации чашечки у мимозовых наиболее архаичен, очевидно, спиральный.

Ch. Stirton (Англия) выступил с сообщением (совместный доклад с **J. Manning**), где обсуждались особенности эндотеция в связи с систематикой бобовых. Для иллюстрации своих наблюдений авторы воспользовались известной радиальной схемой Polhill. В целом их данные согласуются с этой схемой. Из частных заключений, сделанных в докладе, отмечу, что род *Lespedeza* более тяготеет к *Kummerowia*, нежели к *Campylotropis* (но кто с этим спорит? — *Г. Я.*), и род *Phylacium*, несомненно, должен занять место в подтрибе *Lespedezinae*.

Крупный английский палинолог **I. Ferguson** очень подробно охарактеризовал структуру пыльцевых зерен представителей большинства родов *Sophoreae* и *Swartzieae*. Его наблюдения позволяют высказать предположение, что *Sophoreae* — не единая группа. **B. Cameron** (Австралия) и **N. Prakash** (Индия) обсуждали эволюционные аспекты женского гаметофита бобовых. Работа была основана по преимуществу на изучении австралийских *Podalyrieae*. Установлено существование двух основных типов гаметофитов.

Обзорный доклад, касающийся структуры семян и плодов различных триб бобовых, сделал **J. Kirkbride** (США) — новый редактор «The Bean Bag», сменивший на этом посту Ch. Gunn.

Следующий цикл докладов второго дня Конференции касался азотфиксации и нодуляции у бобовых. Весьма большой интерес вызвал доклад **J. Sprent** (Англия) на тему «Азотвоспринимающие системы у бобовых». Sprent подтвердила относительную редкость нодуляции у цезальпиниевых, но в то же время высказала мысль, что азотфиксирующие системы мотыльковых ближе к таковым у цезальпиниевых, нежели мимозовых.

J. Young (Англия) выступил с сообщением «Эволюция ризобиальных микроорганизмов». Существует около 20 видов ризобиальных бактерий. Систематика их довольно сложна, и традиционный род *Rhizobium* сейчас предпочитают расчленять на несколько самостоятельных — *Azospirillum, Rhodomicrobium* и др. В этом же докладе автор, основываясь на явлении азотфиксации, высказал ряд соображений о филогенетических взаимоотношениях главнейших ветвей живых организмов. Еще два доклада, зачитанных в конце второго дня заседания, касались особенностей микоризы у бобовых.

Сообщения, сделанные в течение третьего дня Конференции, были различными по тематике. **P. Waterman** (Англия) говорил о бобовых с точки зрения накопления в них продуктов вторичного метаболизма. Он указал, что большинство современных исследователей рассматривают продукты вторичного метаболизма в качестве защитных веществ. Известный фитохимик из Бразилии **O. Gottlieb** рассказал об основных путях биосинтеза продуктов вторичного метаболизма у бобовых. Некоторые мысли, высказанные этим исследователем, весьма интересны. Он, в частности, особо подчеркнул тот факт, что по встречаемости галлотанинов бобовые резко отличаются от розоцветных.

D. McKey (США) сообщил об «использовании» бобовых животными тропиков. Была продемонстрирована очень интересная фотография небольшого воздушного шара с подвешенной под ним надувной треугольной платформой (по типу надувной резиновой лодки), который использовался при сборе гербарных образцов растений верхнего яруса тропического леса.

Скорее, как небольшое развлечение было воспринято сообщение **F. Maisels** (Франция) о роли в питании обезьян и об «использовании» ими представителей цезальпиниевых из заболоченных лесов Заира. Здесь публику заинтересовали прежде всего превосходные фотографии самих обезьян. **B. Bentley** (США) рассказала о возможной связи между наличием люпиновых алкалоидов у бобовых

и интенсивностью их поедания животными. T. Johns (Канада) привел в сообщении на тему «Эволюционное значение семенного отбора у бобовых» интересные факты о пищевом использовании плодов и семян бобовых человеком. По его данным, среди дикорастущих цезальпиниевых «поедается» 25 видов, мимозовых — 31, мотыльковых — 102. Нет ни одного мимозового и цезальпиниевого, которое было бы доместифицировано в качестве пищевого растения. Среди мотыльковых для этих же целей доместифицировано около 40 видов.

Весь четвертый день Конференции был посвящен систематическим обзорам различных групп бобовых. Их сделали G. Lewis (Англия), M. Luckow (США), B. Maslin (Австралия), J. Grimes (США), Ch. Stirton (Англия) и ряд других известных исследователей бобовых.

Доклады пятого дня Конференции составили особый цикл, посвященный различным аспектам эволюции культивируемых бобовых. Обсуждались проблемы, связанные с изучением родов *Lens, Arachis, Trifolium, Psophocarpus, Phaseolus, Leucaena* и *Gliricidia*.

Немного о культурно-развлекательной стороне части Конференции. Помимо экскурсии по ботаническому саду и оранжереям Кью было несколько «культурных мероприятий». Одно из них — посещение The Linnean Society of London, другое — парадный обед в ресторане Syon Park'a — вряд ли заслуживает особого описания, но само место его проведения достаточно примечательно и относится к очень известным садово-парковым шедеврам столицы Англии.

Здание Linnean Society расположено на знаменитой Piccadilly в центре Лондона. Здесь хранятся основная часть гербария Линнея и большая библиотека. В этой библиотеке состоялся небольшой прием `a la furchet, что оказывается обязательным, если вы платите. Осматривая знаменитые стены, видевшие Бентама и Гукера, Jos Maesen — ботаник из Голландии задумчиво произнес: «Filling History».

В один из дней Конференции все ее участники были приглашены на прием, устроенный директором Королевского сада в Кью проф. G. Prance — выпускником одного из колледжей Оксфорда, долгое время работавшим в тропиках Нового Света и одним из лучших в мире специалистов в области тропической ботаники.

Закрытие Конференции было традиционным — слова благодарности участников хозяевам. Возможными организаторами следующей встречи легуминистов могут оказаться ботаники Нью-Йоркского ботанического сада или специалисты из Южной Африки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.

Г. П. Яковлев

Химико-фармацевтический институт
Санкт-Петербург

Получено 1 II 1993

УДК 58 : 061.21 : 06.026.53

СТИПЕНДИИ ФОНДА СОРОСА ПО ПРОБЛЕМЕ «БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ»

A. K. SKVORTZOV, M. G. PIMENOV. THE SOROS FOUNDATION'S GRANTS ON THE PROBLEM «BIOLOGICAL VARIETY»

Финансирование научных исследований через систему грантов, предоставляемых на конкурсной основе различными фондами, — обычная

практика в странах Запада. Теперь эта форма приходит и к нам, но, к сожалению, на фоне прогрессирующего «урезания» государственных ассигнований. Пока реальные шаги в поддержку российской науки сделал известный американский финансист и общественный деятель, выходец из Венгрии, Джордж Сорос. В последнее время деятельность Сороса получила довольно широкое освещение в российских газетах.

Одним из первых проектов Сороса в России и других странах СНГ стало предоставление довольно значительной суммы для поддержки исследований по биологическому разнообразию. Сообщения о конкурсе на получение стипендий, учрежденном Международным фондом «Культурная инициатива» и Академией естественных наук Российской Федерации, появились в газетах в июне—июле 1992 г. Инициатором был вице-президент РАЕН Н. Н. Воронцов.

Конкурс был объявлен по проблеме «Биоразнообразие» по следующим направлениям: 1) систематика растений (включая грибы и микроорганизмы) и сохранение их биоразнообразия; 2) систематика животных и сохранение их биоразнообразия; 3) палеосистематика и эволюция биоразнообразия; 4) генетические методы изучения и сохранения биоразнообразия; 5) методы сохранения фондовых коллекций по биоразнообразию; музейное и коллекционное дело; 6) изучение и охрана биоразнообразия в заповедниках.

Дж. Сорос выделил для конкурса чуть меньше миллиона долларов, предполагая распределить их между почти 4000 стипендиатов в республиках бывшего СССР (кроме Прибалтики, Украины и Молдовы, где созданы свои отделения Фонда Сороса).

Известно, что некоторое подобие грантов появилось в последнее время в наших научных учреждениях как бы в дополнение к основному финансированию, но сохраняющееся доминирование административно-феодальных отношений нередко приводит к еще бóльшим перекосам в распределении средств, чем при прямой системе оплаты. Чтобы избежать этого, фонд «Культурная инициатива» избрал форму индивидуальных заявок на участие в конкурсе без прохождения их через какие-либо административные структуры. Для проведения конкурса были созданы две экспертные комиссии — московская и петербургская. В состав московской комиссии, возглавляемой Н. Н. Воронцовым, вошли ботаники В. А. Красилов, М. Г. Пименов, А. К. Скворцов и В. Н. Тихомиров; в состав петербургской, возглавляемой Ю. И. Полянским, — ботаники М. А. Бондарцева, Д. В. Гельтман, Н. С. Голубкова, С. Г. Жилин, Р. В. Камелин, Н. Н. Цвелев и Б. А. Юрцев. Экспертные комиссии в своей работе руководствовались соответствием тематики представленной заявки и личного опыта соискателя направлению конкурса, степенью квалификации и научной продуктивностью участников конкурса, перспективностью заявленных исследований, а при отборе заявок по п. 5 — значением и общедоступностью сохраняемых коллекций. Московские заявки рассматривала петербургская комиссия, остальные — московская, причем каждую заявку — не менее трех экспертов. В случае разногласий решение принималось на заседании комиссии.

Всего поступило 2252 заявки, признаны прошедшими конкурс 2110. Бóльшая часть принятых заявок поступила из России (1885), 72 — из Армении, 34 — из Казахстана, 27 — из Белоруссии, 26 — из Грузии, 18 — из Киргизии, 13 — из Туркмении, по 11 — из Узбекистана и Азербайджана, 9 — из Таджикистана. Ботанические заявки составили примерно одну четверть от общего количества (537 + 137 заявок, которые можно рассматривать как ботанические), примерно такая же их доля среди принятых и в распределении по странам. Бóльшая часть заявок ботаников получена из БИН РАН (186), МГУ (47), ГБС РАН (26), Института растениеводства им. Н. И. Вавилова (12) и из других городов (Новосибирска, Иркутска, Владивостока, Минска, Алма-Аты, Пензы, Твери, Ашхабада и др.).

Стипендии (по 250 долларов США каждая) разовые (однократные); их выдача началась в марте 1993 г.

При составлении настоящей информации использованы материалы, любезно предоставленные А. П. Расницыным, исполняющим в период временного отъезда Н. Н. Воронцова обязанности председателя комиссии.

А. К. Скворцов, М. Г. Пименов

Главный ботанический сад РАН
Ботанический сад МГУ им. М. В. Ломоносова
Москва

Получено 16 II 1993

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

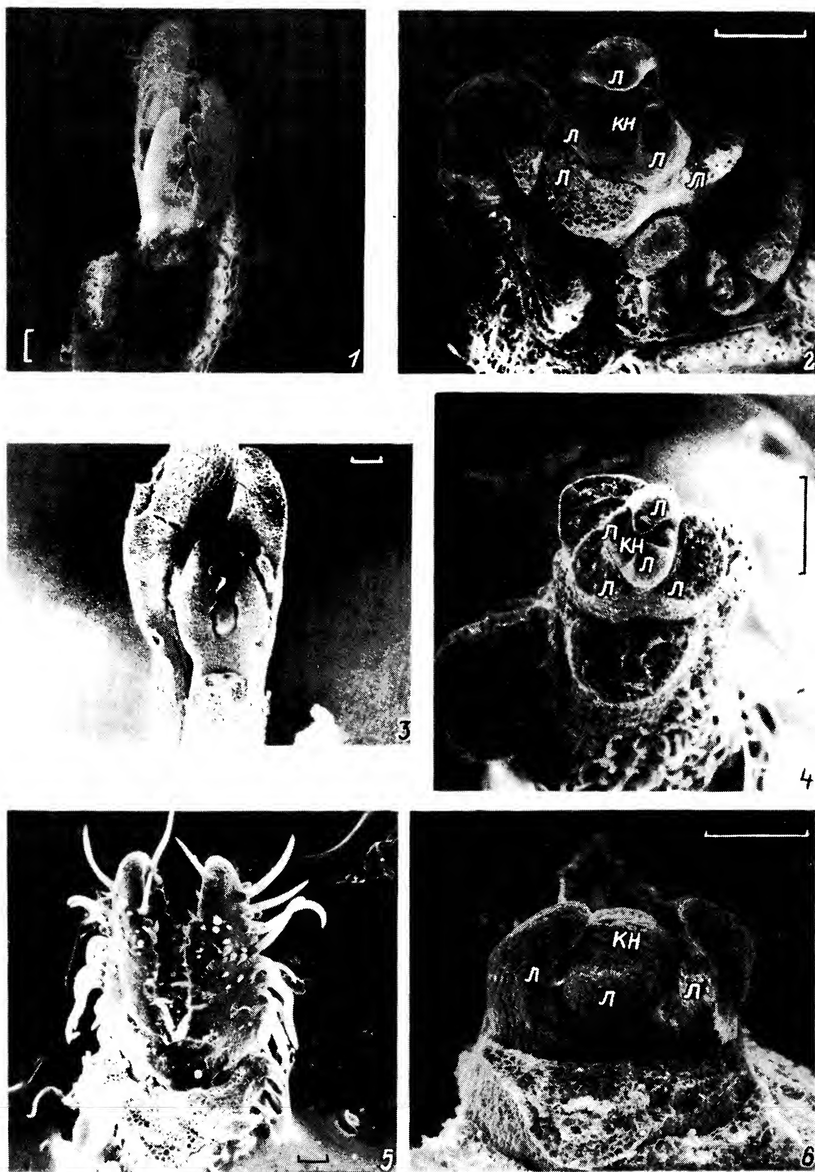
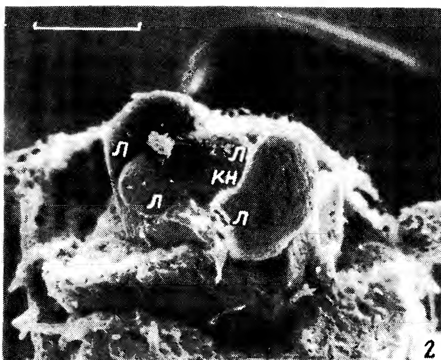


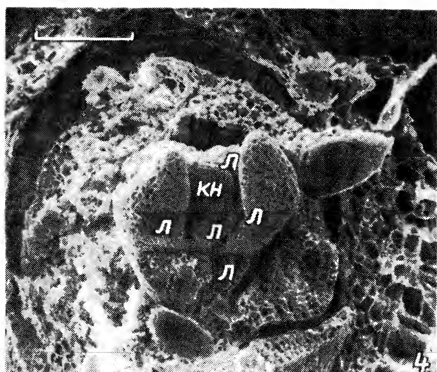
Таблица I. Верхушечная почка и листья на ранних стадиях развития у *Oxycoccus palustris* (*1*, *2*), *O. microcarpus* (*3*, *4*) и *Linnaea borealis* (*5*, *6*).

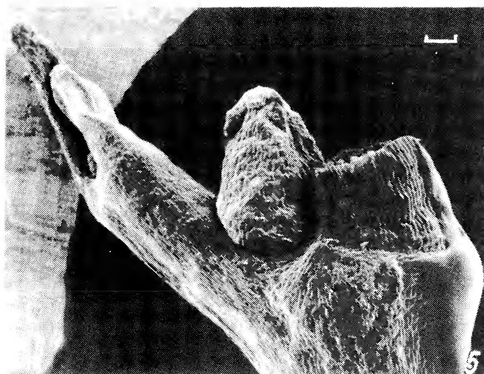
1, *2*, *5*, *6* — Ленинградская обл.; *3*, *4* — Хибины. *кн* — конус нарастания, *л* — листья верхнего цикла. Масштабная линейка: *1*—*6* — 100 мкм.











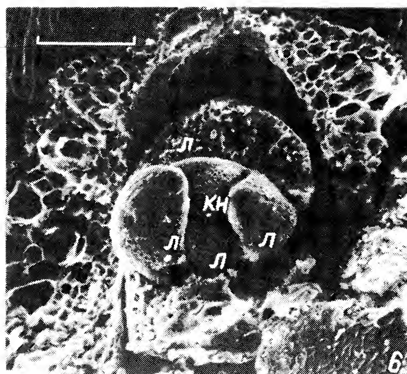


Таблица II. Верхушечная почка и листья на ранних стадиях развития у *Linnaea borealis* (*1*, *2*) и *Andromeda polifolia* (*3—6*).

1, *2*, *5*, *6* — Хибины; *3*, *4* — Ленинградская обл. Обозначения те же, что и на табл. I. Масштабная линейка: *1—6* — 100 мкм.

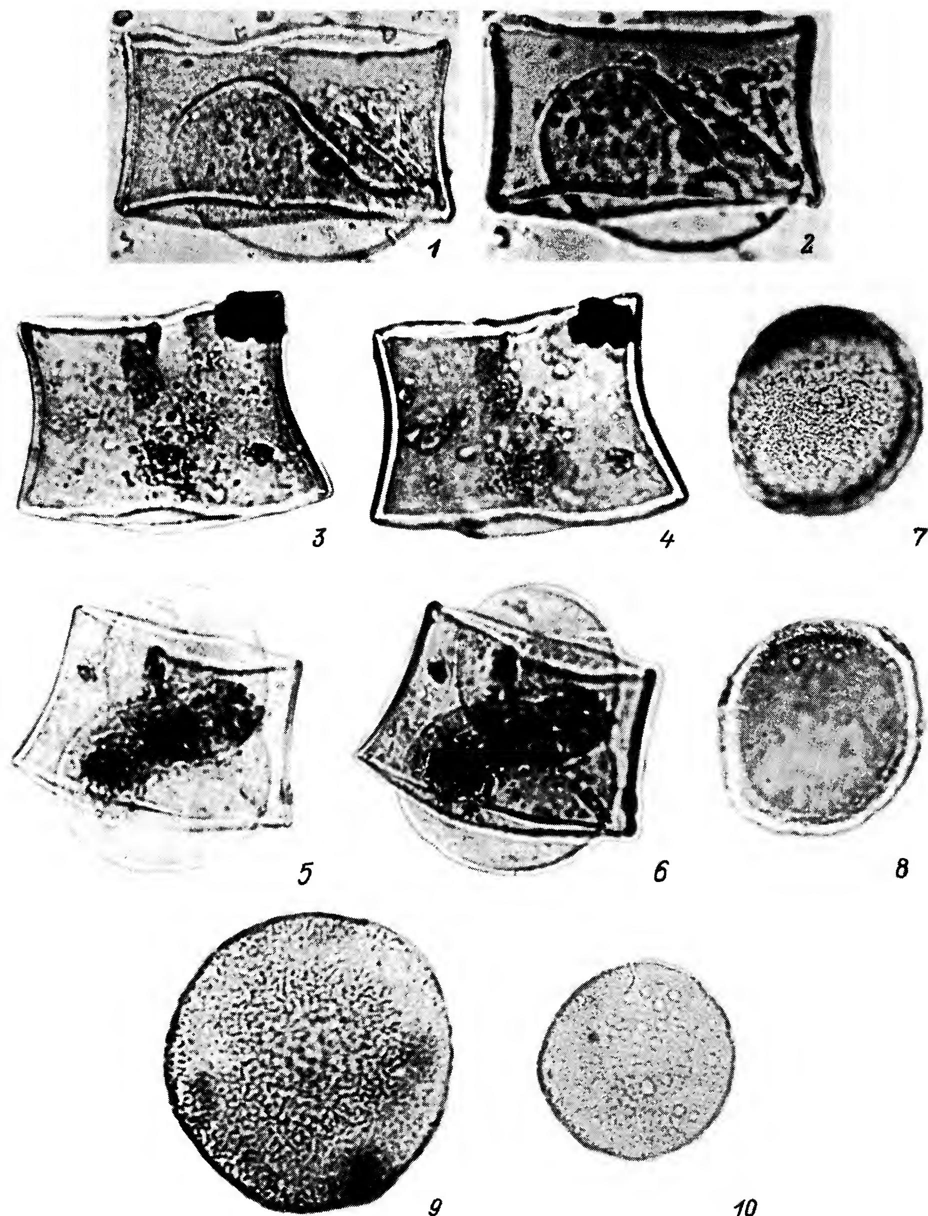


Таблица. *Rundinella insignis*.

1—6 — зигоспоры цилиндрической (*1*, *2*) и усеченно-конусовидной (*3—6*) формы, с вогнутыми боковыми стенками, в нижнем и верхнем фокусе (*1*, *2* — голотип, р. Обь у пос. Малый Атлым, коллекц. препарат 192/2, проба 2069, ×600; *3—6* — р. Казым, коллекц. препарат 22/1, проба 8120, ×600); *7—10* — крышечки (створки) зигоспор: *7*, *8* — в нижнем и верхнем фокусе (р. Большая Хухе, коллекц. препарат 1/3, проба 7495, ×600), *9* — р. Ун-Шакр-Юган, коллекц. препарат 204, проба 10580, ×800, *10* — р. Большая Хухе, коллекц. препарат 1/2—1, проба 7495, ×600.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1993. Т. 78. № 6.